

Vetenskapligt kunskapsunderlag för nyckelbiotopsinventeringen i nordvästra Sverige



© Skogsstyrelsen, juni 2018

Författare

Jean-Michel Roberge

Projektledare

Tove Thomasson

Omslag

Grandominerad skog i Älvdalens kommun i Dalarna

Foto: Jean-Michel Roberge

Upplaga

Finns endast som pdf-fil för egen utskrift

Innehåll

Förord	5
Sammanfattning	6
1 Bakgrund och syfte	9
1.1 Nyckelbiotopsinventeringen i nordvästra Sverige	9
1.2 Syfte och avgränsning	9
2 Nyckelbiotopsdefinitionen och dess uttolkning	12
2.1 Nyckelbiotopsdefinitionen förr och nu	12
2.2 Kopplingen till rödlistade arters förekomst	12
2.3 Naturvårdsbetydelsen: ett objekts betydelse för skogens flora och fauna	13
3 Nordvästra Sveriges skogar ur ett (inter)nationellt naturvårdsperspektiv	15
3.1 Allmän ekologisk beskrivning	15
3.2 Brukningshistorik och skogens tillstånd	18
3.3 Makroekologiska mönster och processer	20
3.3.1 Artstocken	21
3.3.2 Arter av särskilt naturvårdsintresse	22
3.3.3 Nordvästra Sveriges funktion ur ett makroekologiskt perspektiv	32
3.4 Nordvästra Sverige i en dynamisk värld	36
4 Det inomregionala perspektivet: omgivningens påverkan på ett objekts naturvårdsbetydelse	40
4.1 Modeller som beskriver den förväntade naturvårdsbetydelsen av ett objekt beroende på landskapets egenskaper	40
4.1.1 Grundmodell	40
4.1.2 Modell för biotop typer och arter för vilka det finns särskilda åtaganden	46
4.2 Gränsvärden för biotopens mängd i landskapet	49
4.2.1 Tröskelvärden för mängden habitat i landskapet	49
4.2.2 Exempel på empiriska studier av arters krav på landskapsnivå	50
4.2.3 Exempel på riktvärden som föreslagits eller använts i den praktiska naturvården	52
4.2.4 Begränsningar med tröskelbegreppet och dess tillämpning	53
4.3 Översiktlig analys: andel habitatklassad skog i nordvästra Sverige	55
4.4 Separata analyser behövs för olika biotop typer	57
4.5 Övriga rumsliga aspekter: läge och konnektivitet	58
5 Objektsnivån: betydelsen av biotopens egenskaper	59
5.1 Objektets storlek och form	59
5.1.1 Storlek och naturvårdsbetydelse	59
5.1.2 Kanteffekter	61
5.2 Biotopens interna egenskaper: död ved som kritisk resurs för många arter	63
6 Slutsatser: Kunskapsläget och framtiden	72

7 Ordförklaringar	74
Litteraturförteckning	76
Internetkällor	88
Bilaga 1	89

Förord

Skogsstyrelsen har tagit fram kunskapsunderlag i två delar¹ som ska ligga till grund för fortsatt utvecklingsarbete med nyckelbiotoper inom nordvästra Sverige.

Frågan om nyckelbiotopsinventering i den delen av landet har varit omdiskuterad under en längre tid. Inom ramen för samverkansprocessen om nyckelbiotoper har den identifierats som viktig att arbeta vidare med. I det regeringsuppdrag att genomföra en landsomfattande nyckelbiotopsinventering som Skogsstyrelsen fick i maj 2018 tas frågan också upp. Regeringen skriver att i den metod som Skogsstyrelsen har utvecklat för nordvästra Sverige kommer hänsyn tas till de lokala och regionala förutsättningarna.

Det fortsatta arbetet ska utgå från bland annat de två kunskapsunderlagen tillsammans med resultaten av tester med den utvecklade metoden för nyckelbiotopsinventering i nordvästra Sverige.

Skogsstyrelsen tackar Håkan Berglund vid ArtDatabanken (SLU) och Jonas Dahlgren vid Riksskogstaxeringen (SLU) för dataleveranser och analyser. Inom Skogsstyrelsen har Svante Claesson, Patrik Olsson, Sture Wijk och Alice Högström bidragit med data och analyser.

I syfte att få inspel på arbetet anordnades en forskarworkshop den 12 mars 2018 i Stockholm. Följande forskare deltog i workshopen: Joakim Hjältén, Bengt Gunnar Jonsson, Thomas Ranius, Jörgen Rudolphi, Tord Snäll och Johan Svensson. Skogsstyrelsen tackar dessa forskare för deras insiktsfulla inspel.

Tack också till Lena Gustafsson för viktiga bidrag under arbetets gång och för kommentarer på ett tidigare utkast av rapporten, samt till Anders Granström, Torbjörn Josefsson, Per Linder, Roger Mugerwa Pettersson och Lars Östlund för tips kring litteratur och relevanta studier.

Samverkansgruppen för nyckelbiotopsinventeringen har bidragit med värdefulla inspel på arbetet vid olika tidpunkter. Till slut vill författaren tacka följande medarbetare vid Skogsstyrelsen för konstruktiva synpunkter på rapportutkastet: Svante Claesson, Alice Högström, Erik Kretz, Johan Nitare, Dan Rydberg, Tove Thomasson, Johan Wester och Johan Åberg.

Även om många från andra organisationer bidragit till kunskapsunderlaget så är det Skogsstyrelsen som svarar för innehållet i rapporten.

Gävle i juni 2018

Göran Rune
Chef Skogsavdelningen, Skogsstyrelsen

Jean-Michel Roberge
Naturvårdsspecialist, Skogsstyrelsen

¹ Claesson (2018) och denna rapport

Sammanfattning

Nyckelbiotopsbegreppet myntades i början av 1990-talet som ett nytt verktyg inom den praktiska naturvården. En nyckelbiotop definieras som ett skogsområde som från en samlad bedömning av biotopens struktur, artinnehåll, historik och fysiska miljö idag har mycket stor betydelse för skogens flora och fauna. Där finns eller kan förväntas finnas rödlistade arter.

Nyckelbiotopsinventeringen är ett viktigt kunskapsunderlag när Skogsstyrelsen och andra myndigheter handlägger ärenden och för skogsägare som bedriver skogsbruk. Under senare tid har stor uppmärksamhet riktats mot nyckelbiotopsinventeringen i nordvästra Sverige.

Syftet med den här rapporten är att belysa det vetenskapliga kunskapsunderlag som är av betydelse för att uttolka nyckelbiotopsdefinitionen och tillämpa nyckelbiotopsbegreppet i nordvästra Sverige med hänsyn till regionala och lokala förutsättningar. Detta underlag kommer att utgöra en viktig grund för det fortsatta arbetet med nyckelbiotopsinventeringen i nordväst.

Med nordvästra Sverige avses i denna rapport området som omfattas av följande kommuner: Kiruna, Gällivare, Jokkmokk, Arjeplog, Sorsele, Storuman, Vilhelmina, Dorotea, Strömsund, Krokoms, Åre, Berg, Härjedalen, Älvdalen, Malung-Sälén och den delen av Torsby kommun som ligger öster om Klarälven. Rapporten fokuserar främst på barrskogsmiljöer (till exempel biotoptyperna barrnaturskog, barrskog och lövrik barrnaturskog), som täcker merparten av denna del av landet och är föremål för den pågående utvecklingen av en förbättrad inventeringsmetod för nyckelbiotoper i nordväst. Arbetet har baserats på en genomgång av vetenskapliga teorier, en sammanställning av publicerade forskningsresultat och analyser av befintliga data.

En uttolkning av nyckelbiotopsdefinitionen och av det ingående uttrycket "*mycket stor betydelse för skogens flora och fauna*" kräver kunskap om de olika faktorer som påverkar ett områdes betydelse för florans och faunan (hädanefter 'naturvårdsbetydelse') på olika rumsliga skalor. För att vidare kunna tillämpa begreppet i nordvästra Sverige behövs kunskap om tillståndet med avseende på dessa faktorer, både i nordväst jämfört med övriga delar av Sverige och mellan olika områden inom nordvästra Sverige.

Ur nationellt och EU-perspektiv är nordvästra Sverige unikt i många avseenden: nordligt boreala förhållanden med säreget klimat och topografi, låg genomsnittlig grad av mänsklig påverkan med förekomst av större landskap som är opåverkade av modernt skogsbruk, samt en välbevarad artstock med flera tiotals regiontypiska arter av särskilt naturvårdsintresse. Området kan dessutom spela viktiga ekologiska roller ur ett storskaligt perspektiv: det kan utgöra en korridor mellan Skandinavien och östra Fennoskandien, agera som en regional spridningskälla för arterna och hysa genetiskt värdefulla populationer av arter som befinner sig vid gränsen av sin utbredning. Dessa egenskaper ger de nordvästra skogarna en stor allmän naturvårdsbetydelse. Samtidigt visar forskningen och analyser av diverse

datakällor att det finns stor variation inom nordvästra Sverige med avseende på ekologiska förutsättningar och mänsklig påverkan, både i syd-nord-riktning och i höjddled.

På den inomregionala nivån visar ekologisk teori och empirisk forskning att ett enskilt skogsobjekts naturvårdsbetydelse påverkas av det omgivande landskapets egenskaper. Kunskap om arternas krav vad gäller mängden habitat (till exempel förekomst av tröskelvärden), samt om naturvårdsåtgärders effektivitet i olika landskap indikerar att marginalnyttan av ytterligare habitatareal kan variera mellan landskap beroende på de totala befintliga habitatmängderna. Utöver detta kan läges- och konnektivitetsaspekter (det vill säga faktorer som påverkar möjligheten till spridning för organismer i landskapet) också spela roll för den ekologiska funktionen. Detta innebär att naturvårdsbetydelsen av skogsobjekt med liknande interna egenskaper kan anses variera mellan olika landskap. Analyser av arealerna habitatklassad skog (skog som anses uppfylla ett antal naturlighetskrav enligt EU-rapporteringen) kan ge en grov indikation av mängden skog som potentiellt kan utgöra habitat för känsliga arter.

Översiktliga analyser indikerar att:

- (1) Andelen habitatklassad skog i nordvästra Sverige som helhet förefaller ligga i närheten av de gränsvärden som har föreslagits inom den skogliga naturvården;
- (2) Det finns stor variation inom nordvästra Sverige, framförallt mellan landskap som ligger ovan respektive nedan den fjällnära gränsen.

För att kunna uttrycka sig mer specifikt om naturvårdsbetydelsen av biotoper av olika typer i nordvästra Sverige skulle det behövas en förfinad analys av olika biotopers förekomst i förhållande till historiska mängder och arters kvantitativa krav.

På den mindre rumsliga skalan, som motsvarar ett enskilt skogsobjekt (t.ex. ett bestånd eller ett avgränsat skogsområde), påverkas naturvårdsbetydelsen av en mängd olika faktorer. Det handlar både om objektets storlek och form, samt om dess interna egenskaper. Generellt sett påverkas naturvårdsbetydelsen positivt av skogsobjektets storlek. Större (och till formen mindre flikiga) nyckelbiotoper är mindre sårbara för negativa kanteffekter som kan uppkomma vid avverkning av intilliggande skog. Den större arealen hos många enskilda nyckelbiotoper i nordväst, särskilt ovan den fjällnära gränsen, kan därmed ge bättre förutsättningar för det långsiktiga bevarandet av floran och faunan. Vad gäller biotopens interna egenskaper finns det vetenskaplig kunskap som styrker antagandet att de olika indikatorer som används i dagens inventeringsmetod (strukturer, arter, historik, fysiska miljön) är positivt kopplade till biotopens naturvårdsbetydelse. Däremot finns begränsat med kunskap om de kvantitativa sambanden mellan indikatorernas mängd eller tillstånd och rödlistade arters förekomst. Ännu mindre kunskap finns om huruvida dessa kvantitativa samband varierar mellan olika regioner och är tillämpbara i nordvästra Sverige. Den bäst studerade strukturella indikatorn är död ved, som är en viktig resurs för en stor andel av de rödlistade arterna i skogen. Forskning genomförd i naturskog indikerar att de genomsnittliga dödvedsmängderna kan av ekologiska skäl förväntas vara mindre i nordväst än i övriga landet. Trots detta visar preliminära resultat från detaljerade

dödvedsinventeringar i nyckelbiotoper att vedmängderna är i genomsnitt ungefär lika stora i nyckelbiotoper som ligger i nordväst som i resten av landet.

Sammantaget visar fältforskning och analyser av befintliga data att nordvästra Sverige skiljer sig från resten av landet i många avseenden, samtidigt som det råder stor ekologisk variation inom området. Ekologisk teori och empiri belyser nordvästra Sveriges roll ur ett storskaligt perspektiv och erbjuder en grund för att förstå hur ett skogsobjekts betydelse för floran och faunan kan påverkas av landskapsomgivningens egenskaper. Dessa insikter är till hjälp för uttolkningen av nyckelbiotopsdefinitionen och har betydelse för tillämpningen av begreppet, bland annat i ljuset av den pågående vidareutvecklingen av inventeringsmetoden i nordväst. Det finns ett tydligt behov av vidare fältforskning för att pröva validiteten av de presenterade modellerna under nordvästsvenska förhållanden.

1 Bakgrund och syfte

1.1 Nyckelbiotopsinventeringen i nordvästra Sverige

Begreppet 'nyckelbiotop' myntades år 1990 som ett nytt verktyg inom den praktiska naturvården^{2,3,4}. Nyckelbiotopsinventeringen är ett viktigt kunskapsunderlag när Skogsstyrelsen och andra myndigheter handlägger ärenden och för skogsägare som bedriver skogsbruk. Nyckelbiotopsbegreppet och dess tillämpning har diskuterats och ibland även ifrågasatts inom skogssektorn och samhället i övrigt. Med anledning av denna diskussion tog Skogsstyrelsen under 2016 fram en nulägesbeskrivning som behandlar läget för nyckelbiotoperna i skogen samt olika intressenters syn på begreppet och dess tillämpning⁵. Utifrån detta arbete sjösatte Skogsstyrelsen 2017 projektet *Samverkansprocess om nyckelbiotoper*. Projektet syftar till att utveckla arbetssätten med nyckelbiotoper och kompletterande arbetssätt för att få ändamålsenliga kunskapsunderlag om skogsområden med stor betydelse för floran och faunan.

Under senare tid har stor uppmärksamhet riktats mot nyckelbiotopsinventeringen i nordvästra delen av landet. Inom samverkansprocessen om nyckelbiotoper fokuserar en arbetsgrupp specifikt på denna fråga. Skogsstyrelsen beslutade i mars 2017 att pausa registreringen av nyckelbiotoper i nordvästra Sverige. Registreringen av nyckelbiotoper i nordväst återupptogs i januari 2018 efter att en utvecklad och förbättrad metod lagts fram baserat på det arbete som skett inom samverkansprocessen. I maj 2018 fick Skogsstyrelsen i uppdrag av regeringen att genomföra en landsomfattande inventering av nyckelbiotoper under perioden 2018-2027⁶.

1.2 Syfte och avgränsning

Syftet med föreliggande rapport är att belysa det vetenskapliga kunskapsunderlag som är av betydelse för att uttolka nyckelbiotopsdefinitionen och tillämpa nyckelbiotopsbegreppet i nordvästra Sverige med hänsyn till regionala och lokala förutsättningar. Detta underlag kommer att utgöra en grund för det fortsatta arbetet med nyckelbiotopsinventeringen i nordväst.

Det är viktigt att de fortsatta diskussionerna och utvecklingsarbetet som berör nyckelbiotopsinventeringen i nordvästra Sverige vilar på den bästa tillgängliga kunskapen. Med ordet "kunskap" avses här både fakta om tillståndet i nordvästra Sverige (t.ex. statistik om skogens egenskaper och skogsbruket) och vetenskaplig ekologisk kunskap som är av betydelse för tillämpningen av nyckelbiotopsbegreppet i detta geografiska område. I rapporten *Nulägesbeskrivning av nordvästra Sverige – kunskapsunderlag*⁷ redovisas nuläget för nordvästra Sverige i form av statistik om skogen, skogsbruket och

² Nitare (1991)

³ Nitare & Norén (1992)

⁴ Nitare (2011)

⁵ Wester (2016)

⁶ Näringsdepartementet (2018)

⁷ Claesson (2018)

naturvården, medan denna rapport fokuserar på den vetenskapliga kunskapen i form av teorier och empirisk forskning.

Med nordvästra Sverige avses i denna rapport området som omfattas av följande kommuner: Kiruna, Gällivare, Jokkmokk, Arjeplog, Sorsele, Storuman, Vilhelmina, Dorotea, Strömsund, Krokoms, Åre, Berg, Härjedalen, Älvdalen, Malung-Sälén och den del av Torsby kommun som ligger öster om Klarälven. Sammanställningarna i denna rapport fokuserar främst på barrskogsmiljöer, som täcker merparten av området och är föremål för den pågående utvecklingen av en förbättrad inventeringsmetod för nyckelbiotoper i nordväst. Trots detta fokus på barrskogsmiljöer har relevant kunskap också inhämtats från ekologisk forskning genomförd i en rad olika miljöer.

Arbetet baseras på en genomgång av vetenskapliga teorier, sammanställning av publicerade forskningsresultat och analyser av befintliga data. Syftet med denna rapport är inte att sammanställa kunskapen från forskningen om nyckelbiotoper, utan snarare att belysa den bredare ekologiska kunskap som är av betydelse för uttolkning och tillämpning av nyckelbiotopsbegreppet i nordvästra Sverige. För systematiska genomgångar av nyckelbiotopsforskningen hänvisas läsaren till en rad artiklar som publicerades av en internationell forskargrupp i början av 2010-talet^{8,9}, samt till pågående forskning som bedrivs bland annat vid SLU.

I uppdraget ingick inte att granska det generella vetenskapliga stödet för nyckelbiotopsinventeringens fyra grunder (biotopens struktur, artförekomst, fysiska miljön och historik). En granskning av den allmänna nyttan av till exempel signalarter eller skogens kontinuitet som naturvärdesbedömningskriterier ryms alltså inte inom ramen för detta uppdrag. Rapporten fokuserar snarare på de särskilda förutsättningar som finns i nordvästra delen av landet och vad de kan innebära i ljuset av dagens vetenskapliga kunskap. I uppdraget ingick inte att genomföra en regelrätt bristanalys av områdesskyddet i nordvästra Sverige, vilket skulle kräva mycket mer data och resurser. Hittills har ingen formell bristanalys genomförts specifikt för området som här definieras som nordvästra Sverige; läsaren hänvisas till den nationella bristanalysen som genomfördes i slutet av 1990-talet^{10,11}, samt till de regionala bristanalyserna som ingår i de länsvisa strategierna för formellt skydd av skog.

Det ingick inte heller i uppdraget att föreslå direkta anpassningar av inventeringsmetoden. Detta kommer att ske som ett senare steg i utvecklingsarbetet utifrån bland annat den presenterade kunskapen. I den här rapporten nämns flera vetenskapliga teorier som anses relevanta för att uttolka nyckelbiotopsdefinitionen och tillämpa begreppet i nordvästra Sverige. Det har inte funnits utrymme för att i detalj förklara var och en av de olika teorierna och deras bakgrunder. Fokuset ligger snarare på dessa teories eventuella innebörd för nyckelbiotopsinventeringen i nordvästra Sverige. För varje teori anges referenser till den underliggande vetenskapliga litteraturen (i regel på engelska) för vidare läsning. Svenskspråkiga genomgångar av de viktigaste ekologiska teorierna inom skoglig naturvårdsekologi återfinns i till exempel boken *Skogsdynamik och arters*

⁸ Timonen m.fl. (2010)

⁹ Timonen m.fl. (2011)

¹⁰ Angelstam & Andersson (1997)

¹¹ Angelstam m.fl. (2010)

*bevarande*¹² samt Naturvårdsverkets rapport *Naturvårdsbiologisk forskning: underlag för områdesskydd i skogslandskapet*¹³. Några viktiga naturvårdsekologiska begrepp som används i rapporten definieras i *avsnitt 7*. Varje avsnitt avslutas med en textruta som presenterar en kort syntes av den sammanställda kunskapen.

¹² Niklasson & Nilsson (2005)

¹³ Appelqvist (2005)

2 Nyckelbiotopsdefinitionen och dess uttolkning

2.1 Nyckelbiotopsdefinitionen förr och nu

Den ursprungliga definitionen av nyckelbiotop var: *“Ett kvalitetsbegrepp som avser skogsområden där man finner eller kan förväntas finna rödlistade arter. Undantaget är arter med utpräglad landskapsekologiska krav, till exempel många fåglar och däggdjur”*¹⁴. Denna definition ersattes år 2003 av en ny definition som betonar de kriterier som ska ligga till grund för en helhetsbedömning av objektets naturvärde: *“En nyckelbiotop är ett skogsområde som från en samlad bedömning av biotopens struktur, artinnehåll, historik och fysiska miljö idag har mycket stor betydelse för skogens flora och fauna. Där finns eller kan förväntas finnas rödlistade arter”*¹⁵. Denna definition gäller än idag.

2.2 Kopplingen till rödlistade arters förekomst

En tydlig skillnad mellan de två definitionerna ovan är att den faktiska eller möjliga förekomsten av rödlistade arter utgjorde själva stommen av den ursprungliga nyckelbiotopsdefinitionen, medan den nuvarande definitionen lägger mer tyngd på helhetsbedömningen. Fynd av arter räcker alltså inte som ensamt kriterium för att avgöra nyckelbiotopsstatus; den nuvarande definitionen understryker att bedömningen också ska utgå ifrån biotopens struktur, historik och fysiska miljö¹⁶.

Ekologisk fältforskning och allmänna artfynduppgifter visar att vissa rödlistade arter kan påträffas över stora delar av skogslandskapet, inklusive i brukade bestånd som i övrigt kan anses ha begränsade naturvärden. Ett exempel i nordvästra Sverige är den nationellt rödlistade garnlaven (*Alectoria sarmentosa*), som än idag förekommer i stora delar av områdets skogar inklusive vissa brukade bestånd, dock i varierande mängder. Vissa arters populationer kan vara strukturerade enligt ‘källor-sänkor’-modellen¹⁷, där en art förekommer i lokaler som egentligen inte är lämpliga för artens lokala fortlevnad (så kallade sänkor) tack vare kontinuerlig invandring från närliggande habitatfläckar där arten har bättre reproduktiv framgång (så kallade källor). Sådan dynamik kan leda till att arter förekommer i olämpliga biotoper med relativt låga naturvärden. Tidsfördröjningar i utdöendeprocesser (så kallad utdöendeskudd; se *avsnitt 3.4*) kan också leda till artförekomster i biotoper som är olämpliga på längre sikt. Detta visar på de praktiska svårigheterna som skulle uppkomma om förekomsten av rödlistade arter skulle användas som ett utslagsgivande kriterium i bedömningen av nyckelbiotopsstatusen.

Den samlade bedömningen som ligger till grund för nyckelbiotopsinventeringen (samt uttrycket *“eller kan förväntas finnas [rödlistade arter]”*, som återfinns i både den gamla och den nuvarande definitionen) innebär också att fynd av rödlistade

¹⁴ Skogsstyrelsen (1999)

¹⁵ Skogsstyrelsen (2017)

¹⁶ Skogsstyrelsen (2014)

¹⁷ Pulliam (1988)

arter inte heller är ett krav för att ett skogsområde ska kunna få nyckelbiotopstatus. Enligt de flesta metapopulationsmodeller (det vill säga modeller som beskriver dynamiken mellan lokala populationer som är rumsligt åtskilda i landskapet) förväntas en viss andel av de lämpliga habitatfläckarna i landskapet vara obesatta av arten vid en viss tidpunkt¹⁸. Med andra ord kan inte frånvaron av en art användas som ett bevis på att biotopen inte har stor betydelse för arten i fråga.

Ytterligare begränsningar av ett ensidigt fokus på artfynd är att vissa ekologiskt viktiga biotop typer är naturligt fattiga på arter, samt att en viss andel av de förekommande arterna oundvikligen förblir oupptäckta under inventeringen av ett skogsobjekt. Nyckelbiotopmetoden, som grundar sig i en samlad bedömning (struktur, historik, arter och den fysiska miljön) snarare än enbart artfynd, får därmed visst stöd av tillgänglig ekologisk kunskap. Däremot är den empiriska kunskapen inom detta område fortfarande bristfällig. Hur pass bra fungerar nyckelbiotopsmetoden för att identifiera områden med mycket stor betydelse för floran och faunan? Ett antal fältforskningsprojekt pågår just nu för att jämföra nyttan av olika naturvärdesbedömningsmetoder (inklusive nyckelbiotopsmetoden) i skog och sammanställa forskningsresultat om nyckelbiotoper i norra Europa.

2.3 Naturvårdsbetydelsen: ett objekts betydelse för skogens flora och fauna

Uttrycket *”mycket stor betydelse för skogens flora och fauna”* är central för uttolkningen av nyckelbiotopsdefinitionen. För enkelhetens skull används ordet ’naturvårdsbetydelse’ i resten av denna rapport som en synonym för *”betydelse för skogens flora och fauna”*. I det här sammanhanget kan naturvårdsbetydelsen tolkas som betydelsen av ett skogsobjekts existens för det långsiktiga bevarandet av skogens flora och fauna. (Här anses ordet ’flora’ omfatta både växter och svampar.) Nyckelbiotopsinventeringen är i grund och botten en naturvärdesinventering som syftar till att bidra med ett kunskapsunderlag för naturvårdsarbetet. Därför fokuserar denna rapport just på naturvårdsbetydelsen (som är en faktor bland flera som ska beaktas i prioriteringsprocesserna för områdesskydd, naturvårdande skötsel och hänsynstagande i skogsbruket) snarare än skyddsvärdet, som är slutprodukten av prioriteringsprocessen inom områdesskyddsarbetet.

De flesta skogliga biotoper, även brukade bestånd, har viss naturvårdsbetydelse. För att kunna operationalisera nyckelbiotopsdefinitionen måste skogsobjektets egenskaper alltså relativiseras genom att sättas in i ett bredare sammanhang. Påståendet att ett skogsobjekt har *”mycket stor”* naturvårdsbetydelse måste alltså grunda sig i kunskap om tillståndet i en större geografisk domän. Nyckelbiotopsdefinitionen ger inte någon vägledning kring en lämplig geografisk avgränsning av referensdomänen som ska ligga till grund för bedömningen. Ska den *”mycket stora”* betydelsen för *”skogens”* flora och fauna bedömas ur ett lokalt, regionalt, nationellt eller europeiskt perspektiv? Ett objekts relativa naturvårdsbetydelse kan i vissa fall anses vara liten ur ett lokalt eller regionalt perspektiv (till exempel om det finns mycket stora arealer av samma biotop typ

¹⁸ Hanski (1999)

med liknande kvalitet i närheten), men ändå anses vara stor ur ett nationellt eller internationellt perspektiv om det råder brist på denna biototyp på denna större skala. Omvänt kan ett objekts naturvårdsbetydelse vara stor ur ett lokalt eller regionalt perspektiv om det hyser naturvärden som är särskilt viktiga eller sällsynta i landskapet eller regionen, samtidigt som dess betydelse kan vara mindre på nationell eller internationell nivå om biotypen är väl representerad i övriga landet eller i våra grannländer. Uttolkningen av den geografiska referensdomänen har direkt koppling till frågan om en eventuell regionalisering av bedömningsgrunderna i nyckelbiotopsinventeringen. Hittills har Skogsstyrelsen eftersträvat en enhetlig bedömning över hela landet¹⁹, dock med vissa inslag av regionalisering, till exempel vad gäller användning av signalarter (olika arters indikatorvärde kan variera över landet²⁰) och praktisk tolkning av några begrepp som används i fältbedömningen (till exempel "rik hänglavförekomst"). I regeringsuppdraget till Skogsstyrelsen för nyckelbiotopsinventeringen 2018-2027 framgår att hänsyn kommer att tas till landskapets lokala och regionala förutsättningar²¹.

I den här rapporten belyses den vetenskapliga kunskapen som är av relevans för nyckelbiotopsinventeringen i nordvästra Sverige med särskild hänsyn till lokala och regionala förutsättningar. Rapporten innehåller tre huvudavsnitt som behandlar olika rumsliga skalor. Först (*avsnitt 3*) beskrivs nordvästra Sverige ur ett nationellt och internationellt naturvårdsperspektiv. Det efterföljande avsnittet (*avsnitt 4*) zoomar in till den inomregionala nivån och kunskapen om hur det omgivande landskapet kan påverka ett objekts betydelse för floran och faunan. Till slut (*avsnitt 5*) analyseras det vetenskapliga kunskapsunderlaget kring det enskilda objektets egenskaper, med fokus på biotopens areal och lokala mängder av dödvedssubstrat.

Sammanfattning: Den gällande nyckelbiotopsdefinitionen från 2003 lägger större vikt på helhetsbedömningen (biotopens struktur, artinnehåll, historik och fysiska miljö) snarare än enbart förekomsten av rödlistade arter. Uttrycket "mycket stor betydelse för skogens flora och fauna" är central för uttolkningen av nyckelbiotopsdefinitionen. Eftersom det finns ett kontinuum av naturvärden i skogslandskapet innebär tillämpningen av nyckelbiotopsbegreppet en bedömning av objektets relativa betydelse för skogens flora och fauna (hädanefter 'naturvårdsbetydelse'). Detta kräver kunskap om de olika faktorer som påverkar ett områdes naturvårdsbetydelse på olika rumsliga skalor: nationell och internationell, inomregional och lokal nivå (objektsnivån). För att vidare kunna tillämpa begreppet i nordvästra Sverige behövs kunskap om tillståndet med avseende på dessa faktorer, både i nordväst jämfört med övriga landet och mellan olika delar av nordvästra Sverige.

¹⁹ Skogsstyrelsen (2011)

²⁰ Nitare (2000)

²¹ Näringsdepartementet (2018)

3 Nordvästra Sveriges skogar ur ett (inter)nationellt naturvårdsperspektiv

En diskussion kring tillämpningen av nyckelbiotopsbegreppet i nordvästra Sverige kräver kunskap om de särskilda förutsättningar som råder i denna del av landet. I detta avsnitt belyses de nordvästra skogarnas egenskaper i ljuset av naturvårdsekologisk kunskap. En fördjupad beskrivning av skogarna, skogsbruket och naturvårdsåtgärderna i nordväst finns i rapporten *Nulägesbeskrivning av nordvästra Sverige*²².

3.1 Allmän ekologisk beskrivning

Området som här benämns 'nordvästra Sverige' är ett bälte av varierande bredd (mellan 10 och 20 mil på de flesta ställen) som sträcker sig cirka 100 mil i sydvästlig riktning längs de skandinaviska fjällen, från den finska gränsen i norra Norrbottens län till norra Värmland (*figur 1*; se *avsnitt 1.2* för administrativa gränser). Inom området finns en höjdgradient främst i nordväst-sydostlig riktning. Generellt förekommer de högsta höjderna och den största topografiska variationen i områdets västra del, även om vissa delar av Värmland-Dalarna, Jämtland och nordligaste Norrbotten ligger på en relativt lägre höjd även i närheten av den norska gränsen.

Nordvästra Sverige omfattar 7,3 milj hektar skogsmark (exklusive fjällbjörkskogen) varav 5,5 milj hektar är produktiv skogsmark. Trots att uttrycket 'nordvästra Sverige' ofta förknippas med den fjällnära skogen på grund av dess läge längs den skandinaviska fjällkedjan ligger merparten av områdets skogar nedanför den fjällnära gränsen (definierad enligt SKSFS 1991:3²³): drygt två tredjedelar av all skogsmark (69 %) och tre fjärdedelar av den produktiva skogsmarken (78 %) inom nordvästra Sverige ligger nedanför denna gräns²².

Enligt Nordiska ministerrådets klassificering av naturgeografiska regioner förekommer tre vegetationszoner i nordvästra Sverige: (1) den nordligt boreala zonen, som täcker merparten av området och är i stort sett begränsad till nordvästra Sverige, (2) den alpina zonen, som omfattar kalfjällsområdena och närliggande skogsområden och (3) den mellanboreala zonen, som överlappar delvis med de östligaste och sydligaste delarna av området²⁴. En annan naturgeografisk klassificering är Ahti m.fl.:s uppdelning av norra Europa i vegetationszoner²⁵. Enligt denna klassificering – som är djupt förankrad i den ekologiska forskningen – tillhör hela 'nordvästra Sverige' den nordligt boreala zonen, med undantag för övergångszonen mot kalfjället (orohemiarktiska zonen), och en mycket begränsad del av norra Värmland och västra Dalarna som tillhör den mellanboreala zonen. Gemensamt för båda klassificeringarna är att den nordligt boreala zonen täcker huvuddelen av nordvästra Sverige. Det innebär att området hör till den egentliga boreala zonen, nästan helt utan nemorala inslag.

²² Claesson (2018)

²³ Skogsstyrelsen (1991)

²⁴ Nordiska ministerrådet (1984)

²⁵ Ahti m.fl. (1968)

Skogen i nordvästra Sverige domineras av barrträden gran *Picea abies* och tall *Pinus sylvestris* med varierande mängder lövträd (främst björk *Betula* spp., asp *Populus tremula*, sälg och viden *Salix* spp., rönn *Sorbus aucuparia* och gråal *Alnus incana*) beroende på markens egenskaper, naturliga störningar och brukningshistorik. Vegetationsperioden är relativt kort och humiditeten under vegetationsperioden (det vill säga skillnaden mellan nederbörd och de kombinerade effekterna av avdunstning och transpiration) är generellt hög jämfört med de östra delarna av Norrland^{26,27}.

Det finns begränsat med kunskap om historiska störningsregimer i nordvästra Sveriges skogslandskap, men en mångfald av olika störningsregimer har dokumenterats inom området. Trots förekomsten av successionsinitierande skogsbränder²⁸ visar en genomgång av publicerade studier på vanligheten av intern dynamik på luck- och trädnivå samt så kallad 'kohortdynamik' (det vill säga upprepade störningar som skapar tydliga årskullar bland träden) inom området²⁹. Vissa nordvästsvenska landskap verkar utmärka sig genom mycket långa brandintervaller (det vill säga den genomsnittliga tiden mellan två bränder), även i tallskogar som annars brukar förknippas med höga brandfrekvenser i övriga delar av landet³⁰. Detta stöds av data som visar att blixtantändningsfrekvensen är relativt låg i stora delar av nordvästra Sverige, särskilt i de västligaste delarna^{27,31}. Detta är troligen en följd av den höga humiditeten som ger sämre bränslen och färre potentiella branddagar. Delar av nordvästra Sverige som utgör undantag till detta mönster är de östra delarna av Jokkmokks och Gällivare kommun, samt Dalarna och östra Härjedalen, som karakteriseras av relativt höga blixtantändningsfrekvenser jämfört med resten av området³¹. Utöver dessa storskaliga mönster bidrar också landskapets egenskaper till en del lokal variation i brandpåverkan. Till exempel har en studie i Härjedalen visat på ett positivt samband mellan brandintervallernas längd och mängden myrmark i landskapet³².

I en syd-nord riktning kan nordvästra Sverige delas upp i fyra olika delområden utifrån ekologiska, geologiska och klimatiska förutsättningar (*figur 1*). Av praktiska skäl följer den följande geografiska indelningen läns- och kommungränser. Ett första delområde kan avgränsas längst i söder med de delarna av nordvästra Sverige som ligger i Värmlands län, Dalarnas län, samt Härjedalens och Bergs kommuner i Jämtlands län (delområde 1: Syd). Detta delområde karakteriseras av en stark dominans av tallskog³³, en markvegetation som domineras av lavtyper (speciellt i de centrala delarna av delområdet³⁴) och relativt gynnsamma växtförhållanden i de lägre belägna delarna³⁵. Nästa delområde omfattar den nordvästra delen av Jämtlands län som omfattas av Åre, Krokoms och Strömsunds kommuner (delområde 2: Norra Jämtland). Detta delområde utmärker sig genom en dominans av granskog³³ och en hög förekomst av markvegetation som tillhör hög- och lågörtstyperna³⁴. Här finns störst andel kalkrika marker och

²⁶ SLU (2007a) www-markinfo.slu.se/sve/klimat/hum.html

²⁷ Granström (1993)

²⁸ Hellberg m.fl. (2009)

²⁹ Kuuluvainen & Aakala (2011)

³⁰ Zackrisson m.fl. (1995)

³¹ Enoksson (2010)

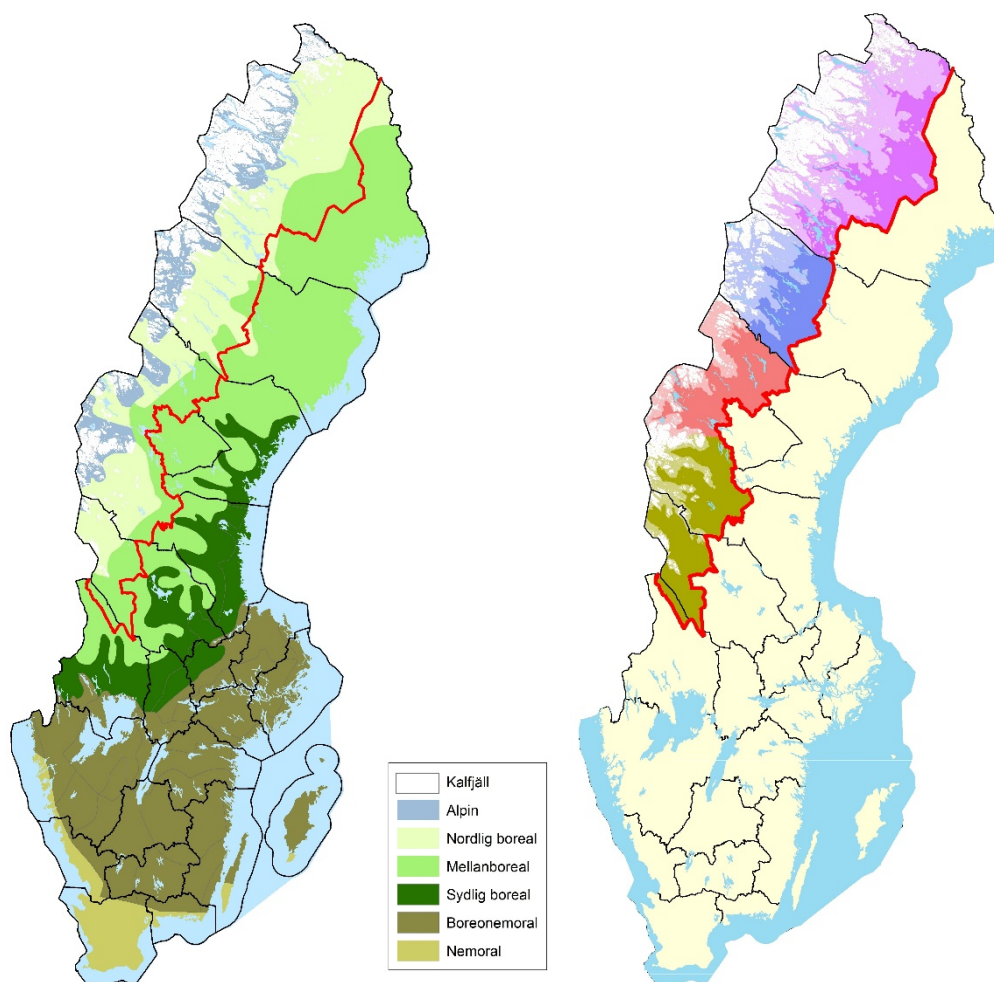
³² Hellberg m.fl. (2004)

³³ SLU (2007b) www-markinfo.slu.se/sve/veg/trslag/tradom.html

³⁴ SLU (2007c) www-markinfo.slu.se/sve/veg/vegtyp/vegdom.htm

³⁵ SLU (2007d) www-markinfo.slu.se/sve/klimat/vegper.html

lerig morän³⁶, samt en större atlantisk klimatpåverkan jämfört med resten av nordvästra Sverige³⁷. Nästa delområde omfattar den delen av nordvästra Sverige som ligger inom Västerbottens län (delområde 3: Västerbotten). Här igen dominerar granskogen över stora områden, men klimatet är kärmare med lägre medeltemperaturer³⁸ och markerna är i genomsnitt magrare än i norra Jämtland. Den sista och nordligaste delområdet omfattar den delen av nordvästra Sverige som ligger i Norrbottens län (delområde 4: Norrbotten). Detta stora område, som omfattar 43 % av länets produktiva skogsareal, domineras främst av tallskog med hög förekomst av lavdominerad markvegetation. I detta delområde är årsmedeltemperaturerna låga och vegetationsperioden kort³⁵. Delområdet utmärker sig också genom att ha största andelen torvmarker och isälvsediment³⁶.



Figur 1. Avgränsning av 'nordvästra Sverige'. Områdets sydöstra gräns visas med en röd linje. Kalfjället visas i vitt. Vänster: Vegetationszoner enligt Nordiska ministerrådet (1984). Höger: Uppdelning av nordvästra Sverige i fyra delområden (grönt = syd, skär = norra Jämtland, blått = Västerbotten, lila = Norrbotten). Den del av varje delområde som ligger ovan den fjällnära gränsen visas i en ljusare ton av respektive färg.

³⁶ SGU (2018)

<https://apps.sgu.se/kartvisare/kartvisare-jordarter-1-miljon.html>

³⁷ SMHI (2009)

<https://www.smhi.se/kunskapsbanken/meteorologi/jamtlands-klimat-1.4996>

³⁸ SLU (2007e) <http://www-markinfo.slu.se/sve/klimat/images/templ.jpg>

3.2 Brukningshistorik och skogens tillstånd

Ur ett nationellt och västeuropeiskt perspektiv karakteriseras nordvästra Sverige av en relativt låg grad av mänsklig påverkan. Detta stöds både av data om historisk skogsanvändning och om det ekologiska tillståndet i dagens skogar.

Människan har funnits i nordvästra Sverige i flera årtusenden och nyttjat skogen på olika sätt^{39,40,41}. Till exempel använde samerna betydande mängder torrakor till vedeldning i övervintringsområdena⁴², vilket har påverkat skogens egenskaper runt boplatserna⁴³. Barktäkt och fällning av lavbeklädda träd för stödutfodring av renarna är ytterligare två exempel på hur samerna påverkade skogens struktur^{44,45}. I delar av nordvästra Sverige finns också en historik av skogsanvändning kopplad till jordbruket, vilken innefattade både avverkning av husbehovsvirke, nyttjande av skogar som betes- och slåttermarker, samt bränning av skog^{45,46}.

Det var främst under senare delen av 1800-talet och början av 1900-talet som de storskaliga avverkningarna tog fart⁴⁷, då framförallt i form av selektiva avverkningar. Dessa avverkningar inleddes till exempel omkring år 1880 i västra Jämtland och under 1890-talet i området mellan Arjeplog och Jokkmokk^{46,48}. Generellt sett nådde timmerfronten (det vill säga den första vågen av storskalig industriell avverkning) nordvästra Sverige senare än sydligare och östligare delar av Norrland^{43,44}. Områden nära kusten kunde påverkas av flera vågor av selektiva avverkningar som fokuserade på olika sortiment (stegvis sänkta dimensionskrav), medan de västligaste och nordligaste delarna av Norrland utsattes för exploatering bara en gång, vilket har lett till skillnader i graden av mänsklig påverkan på skogens struktur. Dessutom finns områden i nordvästra Sverige som aldrig nåtts av timmerfronten.

Från och med 1950-talet blev trakthyggesbruk det dominerande skötselsystemet i norra Sverige. Riksskogstaxeringens data visar att den årliga andelen av den produktiva skogsmarken som föryngringsavverkats under perioden 1957-2014 har varit, i genomsnitt, lägre i nordvästra Sverige än i resten av landet. Föryngringsavverkningstakten har varit särskilt låg ovan den fjällnära gränsen, förutom under slutet av 1970-talet och början av 1980-talet⁴⁹. För perioden 1985-2014 finns också data om den årliga andelen av skogen som gallrats. Här syns en tydlig skillnad mellan regionerna, med mycket mindre årliga gallringsarealer i nordvästra Sverige än i resten av landet⁴⁹. Denna statistik om föryngringsavverkning och gallring avser arealen produktiv skog utanför formella skydd och frivilliga avsättningar. Skillnaderna mellan nordvästra Sverige och resten av landet skulle vara ännu större om man skulle räkna andelarna utifrån all produktiv skog, eftersom andelen skog undantagen från skogsbruket är större i nordvästra Sverige (andelen formellt skyddad produktiv skog är 14 % i nordvästra Sverige jämfört med 3 % i övriga landet⁴⁹).

³⁹ Loeffler (1999)

⁴⁰ Östlund m.fl. (2004)

⁴¹ Ingman & Gyllenstein (2007)

⁴² Östlund m.fl. (2013)

⁴³ Josefsson m.fl. (2010a)

⁴⁴ Josefsson & Östlund (2011)

⁴⁵ Rautio m.fl. (2016)

⁴⁶ Sivertsson (2004)

⁴⁷ Angelstam (1997)

⁴⁸ Berg m.fl. (2008)

⁴⁹ Claesson (2018)

Olika ekologiska indikatorer visar på en lägre grad av ackumulerad mänsklig påverkan och generellt högre naturvärden i nordvästra Sverige. Idag finns i genomsnitt ~28 % mer död ved i nordväst än i övriga landet⁵⁰, vilket kan vara en indikation att skogsbruksintensiteten har varit lägre i detta område. En historisk beskrivning av utvecklingen av transportinfrastrukturen i Västerbottens och Norrbottens län sedan 1850-talet visar på ett tydligt mönster av gradvis utvidgning från kust till fjäll, med en lägre ackumulerad täthet av vägar och järnvägar i nordväst än i kustnära områden. Den resulterande infrastrukturen korrelerar negativt med mängden död ved på landskapsnivå⁵¹. I norra Jämtland har man hittat ett negativt samband mellan tätheten av vägar och förekomsten av rödlistade vedsvampar⁵². I en analys av skogsbrukets kumulativa inverkan i norra Sverige drar Josefsson och Östlund⁵³ slutsatsen att de biologiskt sett mest värdefulla skogarna idag finns närmast fjällkedjan och längst i norr.

Andelen registrerade nyckelbiotoper är högre inom nordvästra Sverige (3,5 % av den produktiva skogsmarken) än utanför (1,6 %)⁵⁰. Andelen skog med 'naturskogskaraktär' (enligt Riksskogstaxeringens definition) är cirka 10 gånger större inom nordvästra Sverige än utanför, andelen habitatklassad skog (enligt EU:s art- och habitatdirektiv; se *avsnitt 4.3*) och gammal skog är cirka 4 gånger större i nordväst och det finns också en större andel kontinuitetsskog i nordväst än i övriga landet⁵⁰.

Nordvästra Sverige utmärker sig särskilt mycket vad gäller förekomsten av större sammanhängande landskap med låg grad av mänsklig påverkan. En internationell grupp med forskare och miljöorganisationer har tagit fram en global karta över så kallade "intakta skogslandskap" baserad på fjärranalysdata⁵⁴. Dessa landskap har identifierats utifrån ett antal kriterier kopplade till avsaknaden av intensiv mänsklig aktivitet som modernt skogsbruk, samt områdenas storlek (>500 km²). Enligt denna databas ligger 13 intakta skogslandskap helt eller delvis inom Sveriges gränser, med en total areal av drygt 1 150 000 hektar (*figur 2*). Alla dessa landskap ligger inom nordvästra Sverige, spridda från nordvästra Dalarna till nordöstra Norrbotten, och samtliga har stor överlappning med naturreservat eller nationalparker. Det enda övriga EU-landet med förekomst av intakta skogslandskap enligt denna databas är Finland, där dessa landskap finns koncentrerade till den nordligaste delen av landet. Norge delar två intakta landskap med Sverige och två med Finland, men hyser i övrigt inga fler sådana landskap. Längre österut finns stora koncentrationer av intakta landskap främst i norra delen av europeiska Ryssland samt längs Uralbergen. Observera att dessa intakta landskap – namnet till trots – inte är helt fria från historisk mänsklig påverkan. Många av nordvästra Sveriges 'urskogar' har nämligen påverkats av en historik av lågintensiv skogsanvändning^{55,56}. Ändå kan dessa skogsekosystems långa kontinuitet vara betydelsefull för förekomsten av ett stort antal arter som är känsliga för trakthyggesbruk^{57,58}.

⁵⁰ Claesson (2018)

⁵¹ Angelstam m.fl. (2004a)

⁵² Magnusson m.fl. (2014)

⁵³ Josefsson & Östlund (2011)

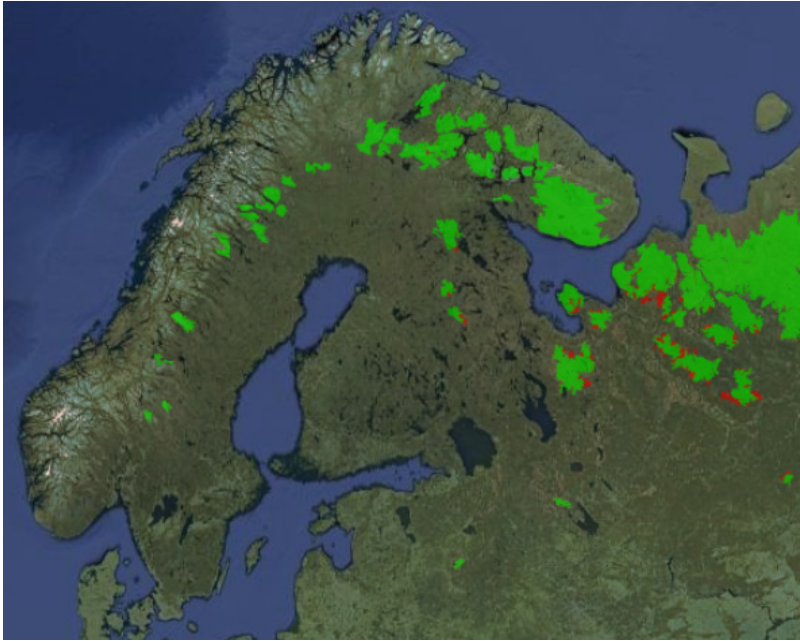
⁵⁴ Potapov m.fl. (2008)

⁵⁵ Josefsson m.fl. (2010b)

⁵⁶ Karström m.fl. (1993)

⁵⁷ Kers (1977)

⁵⁸ Nordén m.fl. (2014)



Figur 2. Intakta skogslandskap i nordvästra Europa (år 2013). Ljusgrönt: Intakta skogslandskap enligt Hansen m.fl.⁵⁹. Rött: Degradering av intakta skogslandskap under perioden 2000-2013. Bakgrundskarta: NASA.

Trots en i genomsnitt lägre grad av mänsklig påverkan i nordvästra Sverige finns det stor variation inom områdets gränser. Ett tydligt mönster är att den fjällnära delen har i genomsnitt större andelar skog med naturskogskaraktär, habitatklassad skog, gammal skog och kontinuitetsskog än de lägre belägna delarna av nordvästra Sverige⁶⁰. Vissa delar av nordvästra Sverige har brukats relativt intensivt. Till exempel visar studier från Älvdalen (nordvästra Dalarna) på drastiska minskningar i den stående virkesvolymen mellan 1880-talet och 1900-talets första årtionden. Mängderna för en rad ekologiska indikatorer såsom gammal skog, stående död ved och grova träd minskade också starkt från slutet av 1800-talet till mitten av 1900-talet i Älvdalens besparingsskogar. Barrträd med en diameter över 46 cm, som var relativt vanliga inslag i dessa skogar på 1880-talet, hade nästan helt försvunnit på 1960-talet⁶¹. Det är således viktigt att komma ihåg att graden av mänsklig påverkan inte är likartad över hela nordvästra Sverige. Trots att många indikatorer visar på en i genomsnitt lägre grad av påverkan i nordväst karakteriseras området av en grovkornig mosaik av olika historiska och sentida brukningsintensiteter.

3.3 Makroekologiska mönster och processer

‘Makroekologi’ är ett särskilt ekologiskt forskningsfält som inriktar sig på stora rumsliga och temporala skalor⁶². Den makroekologiska forskningen har visat att god kunskap om storskaliga mönster och processer över hela regioner och världsdelar är en förutsättning för att kunna förstå ekologiska samband på lokal nivå.

⁵⁹ Hansen m.fl. (2013)

⁶⁰ Claesson (2018)

⁶¹ Linder & Östlund (1998)

⁶² Brown & Maurer (1989)

3.3.1 Artstocken

En regions artstock (det vill säga den uppsättning av arter som förekommer inom området) påverkas både av de biogeografiska förutsättningarna och brukningshistoriken. Ur ett biogeografiskt perspektiv finns det två faktorer som kan förväntas ha en större påverkan på storleken av artstocken i nordvästra Sverige: en begränsad tillgång på energi och ett perifert läge på kontinenten. Ett välkänt mönster inom biogeografin är syd-nord-gradienten i artrikedom. Inom de flesta organismgrupper minskar artantalet när man rör sig från ekvatorn mot polerna⁶³. Den huvudsakliga bakomliggande faktorn är att mängden solenergi minskar med en ökande latitud. Nordvästra Sveriges nordliga läge, i kombination med en relativt hög höjd över havet, gör att vegetationsperioden är kort och att vintrarna är kalla och snörika. Relativt få arter är anpassade till sådana förhållanden. Den begränsade mängden energi gör att ekosystemen är i genomsnitt mindre produktiva. Enligt det så kallade art-energi-sambandet⁶⁴ förväntas sådana ekosystem hysa färre arter. Dock bör nämnas att vissa områden i nordvästra Sverige har inslag med mycket hög produktivitet. Detta gäller främst vissa trakter i Jämtlands, Dalarnas och Värmlands län men också i de andra delområdena, där lokala förhållanden kan ge upphov till bördiga skogsekosystem även nära den fjällnära gränsen. Till exempel bidrar kalkpåverkan i Storsjötrakten till en relativt hög artrikedom av kärlväxter jämfört med övriga delar av nordvästra Sverige⁶⁵. I övrigt är artrikedomen bland örter och ormbunkar generellt låg i nordvästra Sverige.

Den andra viktiga biogeografiska faktorn som kan antas påverka artstocken i nordväst är områdets perifera läge jämfört med resten av kontinenten. Nordvästra Sverige ligger mycket nära den västliga kanten av den eurasiatiska boreala biomen. Enligt den så kallade 'mittdomän-effekten' kan man av rent statistiska skäl förvänta sig en lägre artrikedom nära kanten av ett avgränsat geografiskt område (under en nollmodell där arternas utbredningsområden är slumpmässigt utlagda)⁶⁶. Mittdomän-effektens verkliga påverkan på biogeografiska mönster är debatterad, men artrikedoms-mönster i norra Europa verkar stämma överens med förväntningarna. Till exempel ökar artrikedomen bland skogslevande boreala fåglar när man rör sig från väst till öst vid samma breddgrad inom Fennoskandien⁶⁷. Vissa fågelarter som häckar talrikt i Finlands och Rysslands nordligt boreala skogar är nämligen frånvarande eller mycket sällsynta i nordvästra Sverige (till exempel tajgablåstjärt *Tarsiger cyanurus*).

Sammantaget indikerar biogeografisk teori att det generellt kärva klimatet och det perifera läget borde leda till en begränsad artstock i nordvästra Sverige jämfört med sydligare delar av landet och mer kustnära delar av den boreala zonen. Däremot påverkas en regions artstock inte enbart av biogeografiska processer utan också av människans historiska och nutida påverkan. Den relativt låga graden av mänsklig påverkan i nordvästra Sverige (se ovan) bör sannolikt innebära att den naturliga artstocken är bättre bevarad i detta område. Historiska artförekomstdata indikerar att det finns arter vars populationer har försvunnit (eller kraftigt minskat) i Norrlands kustland medan de finns kvar (eller har behållit höga tätheter) i nordvästra Sverige. Ett exempel är sibirisk barkborre (*Pityogenes*

⁶³ Rosenzweig (1995)

⁶⁴ Wright (1983)

⁶⁵ Gustafsson & Ahlén (1996)

⁶⁶ Colwell m.fl. (2004)

⁶⁷ Roberge m.fl. (2018)

irkutensis), där ett sådant mönster har uppkommit på länsnivå inom Västerbotten. Det är brist på kvantitativa analyser som skulle ge svar på hur vanligt detta fenomen är bland Norrlands skogslevande arter, men resultat från flera studier från Finland och Ryssland indikerar att artstocken och specialiserade arters populationer är större i regioner som utmärks av en lägre grad av påverkan från skogsbruket^{68,69,70,71}. Svenska data om artutdöenden på länsnivå visar att andelen länsvis försvunna rödlistade arter är lägst i norra och mellersta Norrland och störst i södra Sverige⁷². Detta mönster kan delvis bero på det faktum att den enskilda norrlandslänen täcker stora ytor, men en bidragande orsak kan möjligen också vara skillnaden i brukningshistorik mellan norra och södra Sverige. Denna tolkning stöds av data om regionala utdöenden hos rödlistade skalbaggar i Finland⁷³, som visar en större andel regionalt utdöda arter i den sydligt boreala zonen än i de mellanboreala och nordligt boreala zonerna, trots liknande arealer.

I det stora hela kan man säga att nordvästra Sverige präglas av en artstock som är naturligt fattigare men sannolikt bättre bevarad än i övriga landet. Enligt den så kallade 'artstockshypotesen' har den regionala artstocken en stark påverkan på den lokala artrikedomen⁷⁴. En väl bevarad regional artstock är alltså en förutsättning för lokal mångfald⁷⁵. På den nationella och internationella planen innebär detta att nordvästra Sveriges landskap erbjuder goda förutsättningar – ur ett nordligt borealt perspektiv – för områden med rik lokal mångfald av naturligt förekommande arter och därmed stor naturvårdsbetydelse. I nästa avsnitt undersöks närmare förekomsten av naturvårdsintressanta arter i nordvästra Sverige.

3.3.2 Arter av särskilt naturvårdsintresse

I samband med det här uppdraget har ArtDatabanken (SLU) tagit fram svenska fynddata för tre typer av naturvårdsintressanta skogslevande arter: nationellt rödlistade arter samt arter som står upptagna i EU:s fågeldirektivs resp. EU:s art- och habitatdirektivs bilagor. Analyserna begränsades till perioden 2000-2017 och till arter för vilka skogen anses utgöra en viktig livsmiljö (totalt 1955 arter). För fåglar ingår enbart fynd som kan indikera häckning.

Rödlistade arter

Enligt fynddata förekommer 516 rödlistade skogsarter i nordvästra Sverige, av totalt 1826 skogsarter som finns upptagna i den nationella rödlistan. Här ska man komma ihåg att många av de nationellt rödlistade skogsarterna i Sverige är begränsade till de nemorala och boreonemorala skogarna som finns i de södra delarna av landet. Av enkla klimatiska skäl kan denna del av artstocken alltså inte förväntas förekomma i nordvästra Sverige i nuläget. Därför är det av intresse att specifikt undersöka förekomsten av *boreala* rödlistade arter i nordvästra Sverige. Den boreala delen av Sverige, som avgränsas i söder av *limes norrlandicus*, innehåller cirka 20 milj hektar skogsmark (inklusive den alpina zonen men

⁶⁸ Siitonen & Martikainen (1994)

⁶⁹ Lindgren (2001)

⁷⁰ Siitonen (2001)

⁷¹ Hottola & Siitonen (2008)

⁷² Sandström m.fl. (2015)

⁷³ Hanski (2000)

⁷⁴ Caley & Schluter (1997)

⁷⁵ Appelqvist (2005)

exklusive fjällbjörkskogen), varav cirka 7,3 milj hektar ligger i nordvästra Sverige. Av de 475 rödlistade skogsarter som har en huvudsakligen boreal utbredning (≥ 50 % av de svenska fynden norr om *limes norrlandicus*) förekommer 364 i nordvästra Sverige. Detta innebär att nordvästra Sverige hyser en stor andel (77 %) av de boreala rödlistade skogsarterna, trots att området innefattar endast cirka 37 % av den boreala skogsmarksarealen och skulle förväntas vara relativt artfattig ur ett makroekologiskt perspektiv. På grund av den geografiska variationen i rapporteringsaktiviteten i Artportalen (se nedan) är denna uppskattning troligen en underskattning.

Tabell 1. Förekomst av nationellt rödlistade arter, arter upptagna i EU:s fågeldirektivet och arter upptagna i EU:s art- och habitatdirektivet baserat på fynduppgifter i nordvästra Sverige, boreala Sverige (norr om *limes norrlandicus*) och hela riket. Analysen är begränsad till arter för vilka skog utgör en viktig livsmiljö. Period: 2000-2017. Värden inom parentes exkluderar nationellt utdöda arter. Se figur 1 för avgränsning av delområdena.

	Rödlistade	Fågeldirektiv	Art- och habitatdirektiv
Nordvästra Sverige	516	27	46
<i>Delområde 1 (Syd)</i>	342	25	37
<i>Delområde 2 (Norra Jämtland)</i>	304	24	38
<i>Delområde 3 (Västerbotten)</i>	236	25	31
<i>Delområde 4 (Norrbotten)</i>	340	26	32
Boreala Sverige	864	28	71
Riket	1826 (1758)	33 (31)	86 (85)

Preliminära analyser av data om artförekomster i nyckelbiotoper ur Skogsstyrelsens inventering *Uppföljning av biologisk mångfald* (UBM) visar också på en hög rikedom av naturvårdsintressanta arter i nordvästra Sverige: det totala antalet funna signalarter och rödlistade arter i UBM-inventeringen uppgår till 209 stycken i nordvästra Sverige jämfört med 471 stycken för hela landet. Det innebär att 44 % av alla signalarter och rödlistade arter som registrerats inom hela UBM-inventeringen har hittats i nordvästra Sverige, trots att endast 76 av de 477 hittills inventerade UBM-objekten ligger inom nordväst⁷⁶.

För att utforska nordvästra Sveriges betydelse för rödlistade arter ur ett nationellt perspektiv sammanställdes antalet arter för vilka merparten av de svenska fynden ligger i nordvästra Sverige. Här igen begränsades analysen till perioden 2000-2017. Två olika gränsvärden för andelen nordvästsvenska fynd användes för denna redovisning: ≥ 50 % och ≥ 90 %. Dessa analyser är baserade på fynddata ur ArtDatabankens databas, som innehåller observationer från en rad olika källor. På grund av geografisk variation i fyndrapporteringsaktiviteten ger dessa data inte en fullständig bild av arternas utbredning. För de flesta organismgrupper är datafullständigheten relativt låg i nordvästra Sverige (eller i större delar av området) jämfört med övriga landet⁷⁷. Därför ska de ovannämnda andelarna ses som minimivärden: gränsvärdet 50 % bör i de flesta fall innebära att en övervägande del av artens population finns inom nordvästra Sverige, medan

⁷⁶ Wijk (opubl. data)

⁷⁷ Greensway (2018)

<https://greensway.se/tjanster/digital->

plattform/species-observations-explorer/species-observations-explorer-lite/

gränsvärdet 90 % kan ses som en indikation att nästan hela populationen finns inom området.

Det finns 144 rödlistade skogsarter för vilka Nordvästra Sverige står för ≥ 50 % av de svenska fynden: 53 lavar, 49 storsvampar, 21 insekter, 11 mossor, 4 fåglar, 4 kärlväxter, 1 spindel och 1 däggdjur (*bilaga 1*). För dessa arter har de nordvästra skogarna en mycket stor betydelse ur ett nationellt perspektiv. Observera att 41 av dessa har färre än 5 fynd i landet och är därmed extremt sällsynta eller dåligt kända. De arter för vilka det finns ≥ 500 fynd i området presenteras i *tabell 2*. Alla dessa arter förekommer i barrskogsmiljöer.

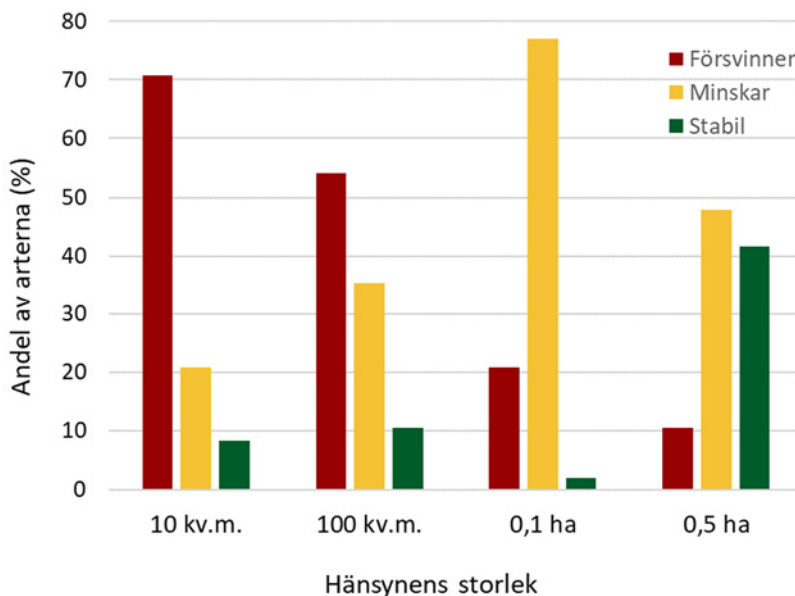
Tabell 2. De mest rapporterade arterna (≥500 fynd i nordvästra Sverige) bland alla rödlistade arter för vilka ≥50 % av fynden ligger inom nordvästra Sverige. Analysen är begränsad till arter för vilka skog utgör en viktig livsmiljö. Period: 2000-2017. Arterna presenteras i fallande ordning av andelen fynd inom nordvästra Sverige. En fullständig lista över alla 144 arter för vilka ≥50 % av fynden ligger inom nordvästra Sverige presenteras i bilaga 1.

Svenskt namn	Vetenskapligt namn	Artgrupp	Rödlistekategori	Antal fynd i nordvästra Sverige	Andel av fynden i nordvästra Sverige
Lappmes	<i>Poecile cinctus</i>	Fåglar	VU	681	0,89
Tajgaskinn	<i>Laurilia sulcata</i>	Svampar	VU	993	0,87
Norsk näverlav	<i>Platismatia norvegica</i>	Lavar	VU	1088	0,81
Vitplätt	<i>Chaetodermella luna</i>	Svampar	NT	703	0,76
Harticka	<i>Onnia leporina</i>	Svampar	NT	3509	0,75
Skrovellav	<i>Lobaria scrobiculata</i>	Lavar	NT	6773	0,73
Knottig blåslav	<i>Hypogymnia bitteri</i>	Lavar	NT	4710	0,73
Ostticka	<i>Skeletocutis odora</i>	Svampar	VU	1003	0,64
Gränsticka	<i>Phellinus nigrolimitatus</i>	Svampar	NT	6752	0,63
Gräddporing	<i>Sidera lenis</i>	Svampar	VU	4394	0,63
Fjällvråk	<i>Buteo lagopus</i>	Fåglar	NT	1956	0,62
Blanksvart spiklav	<i>Calicium denigratum</i>	Lavar	NT	1212	0,61
Fläckporing	<i>Anthoporia albobrunnea</i>	Svampar	VU	2494	0,60
Nordtagging	<i>Odonticium romellii</i>	Svampar	NT	3106	0,60
Smalfotad taggsvamp	<i>Hydnellum gracilipes</i>	Svampar	VU	509	0,60
Vitgrynig nållav	<i>Chaenotheca subroscida</i>	Lavar	NT	702	0,59
Dvärgbägarlav	<i>Cladonia parasitica</i>	Lavar	NT	4685	0,55
Varglav	<i>Letharia vulpina</i>	Lavar	NT	1547	0,55
Violmussling	<i>Trichaptum laricinum</i>	Svampar	NT	1075	0,55
Ringlav	<i>Evernia divaricata</i>	Lavar	VU	512	0,52
Vedflamlav	<i>Ramboldia elabens</i>	Lavar	NT	684	0,51

Rödlistekategorier: NT, nära hotad; VU, sårbar.

En viktig fråga för naturvården är huruvida dessa arter kräver urskogsliknande förhållanden eller kan klara sig i produktionsbestånd. För att utforska dessa arters känslighet för skogsbruket användes en databas om effekterna av hänsyn vid avverkning, vilken innehöll expertkunskap om 48 av de 144 rödlistade skogsarterna som har ≥ 50 % av sina svenska fynd i nordväst (figur 3).

Resultaten visar att över 70 % av arterna förväntas försvinna ur beståndet under ungskogsfasen om enbart enskilda träd eller högstubbar lämnas (hänsynsareal ca 10 m²). Merparten bedöms inte heller kunna överleva i hänsynsytor som är 100 m² stora. Med hänsynsytor kring 0,1 hektar (1000 m²) förväntas drygt 20 % av arterna försvinna lokalt och över tre fjärdedelar minska i mängden individer. Med mycket stora hänsynsytor kring 0,5 hektar förväntas cirka 10 % av arterna försvinna, knappt 50 % minska och drygt 40 % behålla stabila numerärer i ytan. Med andra ord kräver många av dessa rödlistade arter mycket stora hänsynsytor för att klara sig lokalt vid avverkning, men även då riskerar merparten av arterna att antingen minska eller försvinna under ungskogsfasen. Detta innebär att många av de nordvästliga rödlistade arterna påverkas negativt av konventionella trakthyggesbruksmetoder och kräver ytterligare naturvårdsåtgärder utöver den generella hänsynen. Det är troligt att flera av dessa känsliga arter skulle kunna fortleva i bestånd eller nyckelbiotoper som är helt avsatta för naturvården, men även här kan fortlevnadsutsikterna påverkas av områdets storlek (se avsnitt 5.1) och landskapsomgivningen (se avsnitt 4).



Figur 3. Expertbedömning av nyttan av hänsyn vid avverkning under ungskogsfasen för de rödlistade skogsarterna för vilka ≥ 50 % av fynden ligger inom nordvästra Sverige. Analysen är begränsad till de 48 arter för vilka det finns kunskap om nyttjande av hänsynsytor. Bedömningen avser effekten av att lämna träd eller en skogb eklädd yta på det exakta stället där arten förekommer före avverkning. 'Försvinner': arten kan inte fortleva under hela ungskogsfasen; 'Minskar': arten fortlever men minskar i mängden individer; 'Stabil': arten fortlever och påverkas inte mängdmässigt av avverkningen. Ur en databas om rödlistade arters krav som har producerats av ArtDatabanken för Skogsstyrelsens räkning (version 2013).

Analyserna ovan avser arter med ≥ 50 % av fynden i nordvästra Sverige. För 52 av de rödlistade skogsarterna står nordvästra Sverige för ≥ 90 % av de svenska fynden. Dessa arters populationer är alltså helt eller nästan helt begränsade till nordvästra Sverige. Arterna med ≥ 5 fynd (21 stycken) presenteras i *tabell 3*. Enligt Artdatabankens Artfakta⁷⁸ förekommer 17 av dessa arter i barrskog, två i blandskog, en i öppna miljöer bland annat i den övre barrskogsregionen (fjällbrud *Saxifraga cotyledon*) och en i öppna sandfläckar i fjällbjörkskogen (stekeln *Crabro lapponicus*).

⁷⁸ SLU (2018a)
<https://artfakta.artdatabanken.se>

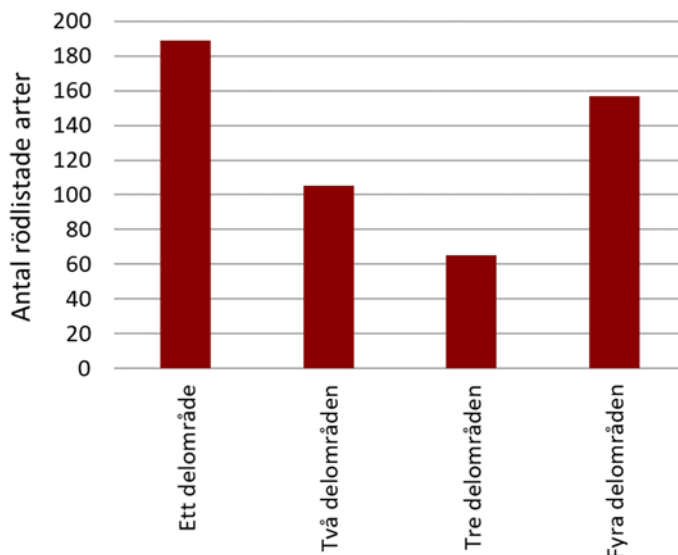
Tabell 3. Rödlistade arter för vilka ≥ 90 % av fynden ligger inom nordvästra Sverige. Listan är begränsad till arter med ≥ 5 fynd och för vilka skog utgör en viktig livsmiljö. Period: 2000-2017. Arterna presenteras i fallande ordning av andelen fynd inom nordvästra Sverige.

Svenskt namn	Vetenskapligt namn	Artgrupp	Rödlistekategori	Antal fynd i nordvästra Sverige	Andel av fynden i nordvästra Sverige
Snedbladsmossa	<i>Anastrepta orcadensis</i>	Mossor	VU	16	1,00
Amerikansk sönderfallslav	<i>Bactrospora brodoi</i>	Lavar	VU	13	1,00
Fjällig knopplav	<i>Biatora fallax</i>	Lavar	VU	15	1,00
Fjällsotlav	<i>Cyphelium pinicola</i>	Lavar	VU	9	1,00
Kavernularia	<i>Hypogymnia hultenii</i>	Lavar	NT	45	1,00
Härjedalslav	<i>Leproplaca proteus</i>	Lavar	CR	20	1,00
Hårig skrovellav	<i>Lobaria hallii</i>	Lavar	CR	80	1,00
Polarflikmossa	<i>Lophozia polaris</i>	Mossor	NT	5	1,00
Dvärgblylav	<i>Parmeliella parvula</i>	Lavar	CR	5	1,00
Fjällbrud	<i>Saxifraga cotyledon</i>	Kärlväxter	NT	162	1,00
Tajgafjällfly	<i>Xestia borealis</i>	Fjärilar	EN	20	1,00
Östligt fjällfly	<i>Xestia distensa</i>	Fjärilar	VU	7	1,00
Fjällskogsfly	<i>Xestia gelida</i>	Fjärilar	VU	5	1,00
Högnordiskt fjällfly	<i>Xestia laetabilis</i>	Fjärilar	NT	9	1,00
Nordsångare	<i>Phylloscopus borealis</i>	Fåglar	EN	359	0,98
Mörk blåslav	<i>Hypogymnia austerodes</i>	Lavar	VU	92	0,97
Kuddgelélav	<i>Arctomia fascicularis</i>	Lavar	CR	26	0,93
Pudrad rosettlav	<i>Physcia magnussonii</i>	Lavar	VU	12	0,92
--	<i>Cortinarius areni-silvae</i>	Svampar	NT	9	0,90
--	<i>Crabro lapponicus</i>	Steklar	NT	9	0,90
Svart asporangelav	<i>Parvoplaca suspiciosa</i>	Lavar	DD	9	0,90

Rödlistekategorier: NT, nära hotad; VU, sårbar; EN, starkt hotad; CR, akut hotad; DD, kunskapsbrist.

Enligt fynddata finns en del variation i antalet rödlistade skogsarter mellan olika delområden inom nordvästra Sverige: delområdena 1 (Syd) och 4 (Norrbotten) är rikast på rödlistade arter, medan delområde 3 (Västerbotten) är fattigast (*tabell 1*). Enbart 30 % (157 stycken) av de rödlistade skogsarterna med fynd i nordväst har observerats i alla fyra delområdena, medan 37 % (190 stycken) har observerats i enbart ett av delområdena (*figur 4*).

På grund av variationer i fyndrapporteringsaktivitet i olika delar av landet kan de underliggande data inte anses ge en heltäckande bild av arternas utbredningar. Därför kan skillnaderna mellan delområdena ha överskattats. Ändå är det inte troligt att dessa mönster enbart skulle kunna förklaras av ofullständigheterna i de underliggande data. Med andra ord finns det indikationer att olika delar av nordvästra Sverige hyser delvis olika stockar av rödlistade arter. Nordvästra Sverige kan därmed inte ses som ett enhetligt område med avseende på förekomst av rödlistade arter.



Figur 4. Antal rödlistade skogsarter med fynd i ett, två, tre eller fyra delområden inom nordvästra Sverige. Se figur 1 för avgränsning av delområdena.

En jämförelse av de olika delområdenas artsammansättningar (med hjälp av ett statistiskt index som speglar graden av likheten mellan artsamhällen) visar att skillnaden i sammansättningen av rödlistade arter är störst mellan delområde 2 (Norra Jämtland) och delområde 4 (Norrbotten) (*tabell 4*). Detta kan förklaras av de stora ekologiska och klimatiska skillnaderna mellan dessa geografiskt skilda delområden: mer grandominerad skog, större kalkpåverkan och mildare klimat i Norra Jämtland jämfört med Norrbotten (se *avsnitt 3.1* ovan). De delområdena som skiljer sig minst från varandra med avseende på sammansättningen av rödlistade arter är delområde 1 (Syd) och delområde 2 (norra Jämtland), det vill säga de två sydligaste grannområdena. Än en gång måste påpekas att dessa analyser är baserade på fynddata som inte ger en fullständig bild av arternas utbredning. Till exempel kan den geografiska ojämnheten i

fyndrapporteringsaktivitet ha lett till 'falska nollor' i artförekomstdata och därmed till en viss underskattning av likheten mellan delområdena.

Tabell 4. Likheten i sammansättning av rödlistade skogsarter mellan de olika delområdena inom nordvästra Sverige, räknat med hjälp av Jaccardkoefficienten. Exempel: För delområdena 2 och 4 är Jaccardkoefficienten lika med 0,45. Större koefficientvärden innebär högre grad av likhet mellan de två delområdena.

Delområde	2	3	4
1	0,57	0,52	0,50
2	-	0,52	0,45
3	-	-	0,51
4	-	-	-

Arter upptagna i EU-direktiven

Enligt fynddata häckar 28 av de 33 svenska fågelarter som är upptagna i *Bilaga I* av EU:s fågeldirektiv i den boreala delen av landet (det vill säga norr om *limes norrlandicus*; tabell 1). Av dessa häckar 27 stycken i nordväst. Sverige och de andra medlemsstaterna har ett internationellt åtagande att bevara dessa arters habitat på så sätt att de kan fortleva och fortplanta sig. För tre av dessa arter ligger tyngdpunkten inom nordvästra Sverige, med $\geq 50\%$ av de svenska fynden inom området: hökuggla (*Surnia ulula*), stenfalk (*Falco columbarius*) och blåhake (*Luscinia svecica*) (tabell 5). De två förstnämnda häckar i barrskogsmiljöer, medan blåhaken är främst kopplad till fjällbjörkskogen. Med tanke på den låga rapporteringsaktivitet i nordvästra Sverige (främst på grund av en lägre täthet av fågelskådare) är det troligt att ytterligare några fågelarter har merparten av sin svenska population inom nordvästra Sverige. Data från systematiska fågelinventeringar under häckningstid (så kallade 'standardrutter') tyder på att nordvästra Sverige kan hysa huvuddelen av de svenska populationerna också för tretåig hackspett (*Picoides tridactylus*), salskrake (*Mergellus albellus*) och blå kärrhök (*Circus cyaneus*)⁷⁹.

Vad gäller djur- och växtarter som är upptagna i EU:s art- och habitatdirektiv visar fynddata att nordvästra Sverige hyser 46 av de 86 listade skogsarterna som förekommer i Sverige, eller 46 av de 71 stycken förekommer i boreala delen av landet (tabell 1). Arterna upptagna i direktivet anses vara av gemenskapsintresse inom EU. För åtta stycken står nordvästra Sverige för $\geq 50\%$ av de svenska fynden (tabell 5). Enligt Artdatabankens Artfakta⁸⁰ förekommer alla dessa arter i barrskog, med undantag för den extremt sällsynta klippklotmossan (*Mannia triandra*), som förekommer i biotoperna 'blottad mark' och 'öppen fastmark', men ändå i landskapstypen 'skog'.

⁷⁹ Ottosson m.fl. (2012)

⁸⁰ SLU (2018a)
<https://artfakta.artdatabanken.se/>

Tabell 5. Arter upptagna i EU:s fågeldirektiv (F) och EU:s art- och habitatdirektiv (H) för vilka ≥ 50 % av fynden ligger inom nordvästra Sverige. Listan är begränsad till arter för vilka skog utgör en viktig livsmiljö. Period: 2000-2017. Arterna presenteras i fallande ordning av andelen fynd inom nordvästra Sverige.

Svenskt namn	Vetenskapligt namn	Artgrupp	Direktiv	Antal fynd i nordvästra Sverige	Andel av fynden i nordvästra Sverige
Klippklotmossa	<i>Mannia triandra</i>	Mossor	H	4	1,00
Tajgafjällfly	<i>Xestia borealis</i>	Fjärilar	H	20	1,00
Skogsrör	<i>Calamagrostis chalybaea</i>	Kärlväxter	H	447	0,89
Blåhake	<i>Luscinia svecica</i>	Fåglar	F	4982	0,87
Stenfalk	<i>Falco columbarius</i>	Fåglar	F	1276	0,71
Vedtrådmossa	<i>Cephalozia macounii</i>	Mossor	H	35	0,70
Järv	<i>Gulo gulo</i>	Däggdjur	H	127	0,67
Spetshornad barkskinnbagge	<i>Aradus angularis</i>	Halvvingar	H	13	0,65
Nordisk klipptuss	<i>Cynodontium suecicum</i>	Mossor	H	139	0,63
Hökuggla	<i>Surnia ulula</i>	Fåglar	F	1146	0,57
Ryssbräken	<i>Diplazium sibiricum</i>	Kärlväxter	H	19	0,50

Praktisk innebörd av regionala skillnader i arternas förekomst

Trots den ojämna rapporteringsintensiteten visar artfyndsdata att många arter av särskilt naturvårdsintresse har högre förekomstfrekvens i nordvästra Sverige än i övriga delar av landet. Många av dessa arter kan anses vara anpassade till de särskilda förhållanden som råder i den nordligt boreala skogen, medan andra har bredare habitatkrav men ändå uppnår högre tätheter i nordvästra Sverige, troligen som en följd av en lägre grad av mänsklig påverkan på skogsekosystemen. Den höga förekomstfrekvensen av specialiserade arter i nordvästra Sverige är också synlig i preliminära analyser av UBM-data, som indikerar att antalet förekomster av signalarter och rödlistade arter är högre i nyckelbiotoper som ligger i nordvästra Sverige än i övriga landet⁸¹.

Den höga förekomstfrekvensen hos många specialiserade arter i nordvästra Sverige kan påverka deras användbarhet inom den praktiska naturvården. I Skogsstyrelsens signalartsflora över kryptogamer (mossor, levermossor, lavar, och svampar) anses 26 arter ha lägre signalvärde i Norrlands inland jämfört med de södra eller östra delarna av Norrland⁸². I nästan samtliga fall beror det på att dessa arter är för vanliga i Norrlands inland för att kunna fungera väl som signalarter i denna region. Två tydliga exempel är gyttelav (*Pannaria pezizoides*) och cinnoberflamlav (*Pyrrhospora cinnabarina*), vars signalvärde övergår från högt i Norrlands kustland till medelgott i Norrlands mellersta inland och lågt i största delen av nordvästra Sverige. Fler exempel är granticka (*Phellinus chrysoloma*), garnlav (*Alectoria sarmentosa*), vitmosslav (*Icmadophila ericetorum*) och norrlandslav (*Nephroma arcticum*), som alla anses ha medelgott signalvärde i delar av Norrlands kustland men lågt signalvärde i nordvästra Sverige. Endast tre signalarter uppvisar motsatta mönstret, det vill säga ett högre signalvärde i Norrlands inland jämfört med Norrlands södra eller östra delar (ostticka *Skeletocutis odora*, kärrkammossa *Helodium blandowii*, blåmossa *Leucobryum glaucum*). Dessa regionala skillnader betyder inte att signalarter är oanvändbara som naturvårdsverktyg i nordvästra Sverige. Däremot illustrerar de behovet att ta hänsyn till regionala förhållanden när man uttolkar fynd av signalarter som en del av bedömningen av ett objekts naturvårdsbetydelse. Detta gäller inte enbart för kust-fjäll-gradienten, utan också i nord-syd-led: ekologiska skillnader mellan de fyra delområdena (figur 1) bör också beaktas i uttolkningen av signalartsfynd.

3.3.3 Nordvästra Sveriges funktion ur ett makroekologiskt perspektiv

Ur ett makroekologiskt perspektiv kan nordvästra Sveriges skogar ha olika funktioner beroende på vilka processer och arter som står i fokus. Nordvästra Sveriges avlånga form och dess relativt låga grad av mänsklig påverkan innebär att området teoretiskt kan utgöra en **storskalig korridor** som sammankopplar de centrala delarna av Skandinavien med östra Fennoskandien (Finland, nordvästra Ryssland). För vissa nordboreala arter kan området utgöra ett **'fastland'**, det vill säga ett stort sammanhängande kärnområde som hyser de flesta arter och kan agera som en spridningskälla till närliggande biotopfläckar, i analogi med öbiogeografiska modeller (se nedan) som beskriver dynamiken mellan fastlandet

⁸¹ Wijk (opubl. data)

⁸² Nitare (2000)

och öar i ett hav⁸³. För sydliga eller östliga arter kan nordvästra Sverige snarare utgöra ett **randområde**, det vill säga den nordligaste eller västligaste utposten för dessa arters utbredningar. Dessa tre möjliga funktioner bidrar till att ge nordvästra Sverige en stor naturvårdsbetydelse ur ett nationellt och internationellt perspektiv.

Korridorfunktion

Området 'nordvästra Sverige' sträcker sig som ett bälte över ungefär två tredjedelar av den skandinaviska halvöns längd i sydvästlig riktning, från norra Norrbotten till Värmland. Trots en del lokal variation utmärks detta bälte av en relativt låg grad av mänsklig påverkan jämfört med övriga delar av landet (se ovan). Koncentrationer av nordboreala landskap med låg grad av mänsklig påverkan finns också längre österut i norra Finland och i de nordvästra delarna av Ryssland, där det finns (ur ett fennoskandinaviskt perspektiv) mycket stora arealer skog med höga biologiska värden (*figur 2*).

Det har föreslagits att den svenska fjällnära skogen utgör en storskalig sammanbindande spridningskorridor för arterna i den boreala regionen⁸⁴. Denna möjliga funktion kan möjligen också gälla för större delar av nordvästra Sverige då det finns många biologiskt värdefulla trakter inom området också nedanför den fjällnära gränsen. Enligt vissa ekologer är den biologiska mångfalden i Skandinavien och Finland beroende av god konnektivitet (det vill säga goda möjligheter till spridning för organismer) med norra Ryssland och resten av den eurasiatiska nordboreala biomen^{85,86}. Hittills har diskussionen främst handlat om betydelsen av Karelen som en länk som sammanbinder Finland med västra Ryssland. Där anses näset mellan Onegasjön och Vita havet vara en kritisk korridor för nordligt boreala arter⁸⁵. I jämförelse har relativt lite uppmärksamhet riktats mot säkerställandet av storskalig konnektivitet över norra Finland och in på den skandinaviska halvön. Tack vare dess ekologiska tillstånd och form kan nordvästra Sverige möjligen agera som en korridor som bidrar till sådan konnektivitet i nordligt boreal skog (*figur 5*).

Nyttan av korridorer i den skogliga naturvärden har diskuterats livligt inom den ekologiska vetenskapen under de senaste 30 åren^{87,88,89,90}. Vissa studier har visat på positiva effekter, men korridorernas nytta har visat sig variera beroende på deras fysiska egenskaper, landskapssammanhanget samt vilka arter eller biotoper som avses^{88,90}. I de flesta fall avses med ordet 'korridor' smala förbindelselänkar (oftast några tiotals meter breda) i skogslandskapet, som till exempel kantzoner längs bäckar. Här används däremot ordet för att avse konnektivitet på den makroekologiska skalan. På denna större skala förväntas korridoren utgöra habitat för lokala populationer av arterna, där spridningen sker över stora antal generationer⁸⁹, till skillnad från smala korridorer som utgör smala spridningslänkar enbart på individnivå. Med tanke på den variation som förekommer längs nordvästra Sverige, både med avseende på brukshistorik (till exempel andel kontinuitetsskog) och ekologiska förutsättningar, handlar det inte om en kontinuerlig korridor, utan snarare om ett pärlband av områden (så

⁸³ MacArthur & Wilson (1967)

⁸⁴ Uppsäll (2012)

⁸⁵ Lindén m.fl. (2000)

⁸⁶ Mayer m.fl. (2005)

⁸⁷ Simberloff & Cox (1987)

⁸⁸ Gustafsson & Hansson (1997)

⁸⁹ Mönkkönen (1999)

⁹⁰ MacDonald (2003)

kallade 'stegstenar') som skulle utgöra ett av fundamenten för en grön infrastruktur.

Fastlandsfunktion

Den öbiogeografiska teorin, som utvecklades av MacArthur och Wilson under 1960-talet⁹¹, är en av de mest inflytelserika teorierna inom ekologin. Enligt denna teori bestäms artantalet på en ö av två processer: lokala utdöenden och kolonisationer av arter. Den lokala artutdöendetakten styrs framförallt av öns storlek, medan kolonisationstakten beror främst på avståndet från fastlandet. Här antas fastlandet utgöra en källa som hyser hela artstocken, varifrån arterna kan sprida sig och kolonisera öarna. Teorin utvecklades i system som bestod av öar i havet, men har också visat sig ha relevans för biotopfläckar i terrestra miljöer⁹².

Forskare har lyft möjligheten att nordvästra Sverige eller delar av området kan utgöra en storskalig källa för nordboreala arter⁹³. Ur ett öbiogeografiskt perspektiv skulle området alltså fungera som ett 'fastland' (*figur 5*). Denna förmodade funktion bygger på nordvästra Sveriges relativt väl bevarade stock av boreala arter. Här handlar det främst om en funktion som spridningskälla mot de lägre belägna delarna av boreala Sverige, där många arters populationer anses vara minskande eller utglesade på grund av en högre grad av mänsklig påverkan. Tyvärr är det brist på empiriska studier som skulle ge svar på huruvida nordvästra Sverige verkligen agerar som spridningskälla mot närbelägna områden i öst och sydöst.

Däremot har ett liknande fenomen observerats i Finland, där Ryssland verkar fungera som källa för spridning av specialiserade arter in i Finland. Ett av de mest kända exemplen är de episodiska inflöden av vittryggiga hackspettar (*Dendrocopos leucotos*) från ryska Karelen, som har bidragit till sentida öknings av den finska⁹⁴ och troligen även den svenska populationen av denna hotade fågel. En annan indikation på denna fastlandsfunktion finns i studier av vedsvamps- och fågelsamhällen i naturskogsrester i Finland, som tyder på en positiv effekt av närheten till den ryska gränsen på specialiserade arters förekomst^{95,96}. Däremot visar en studie av fåglar i norra Finland att ett sådant mönster till stor del kan förklaras av en öst-västlig gradient av ökande ekologisk landskapskvalitet inom Finland⁹⁷. På liknande sätt har det visat sig att fler sällsynta insekter koloniserade naturvårdsbrända skogar som låg i landskap med en kort brukningshistorik jämfört med landskap som brukats under en längre tid⁹⁸.

Trots svårigheterna med att kvantifiera betydelsen av fastlandseffekten i verkliga boreala landskap finns det goda teoretiska skäl att förvänta sig en sådan effekt: de flesta rådande teorier inom samhällsekologi och metapopulationsekologi förutsäger en positiv effekt av närheten till stora populationskällor. I nordvästra Sverige kan fenomenet förväntas vara tydligast i den fjällnära regionen, som innehåller stora arealer naturskog och möjligen kan agera som fastland för de lägre belägna delarna av området. Den fjällnära skogen har en oregelbunden form med många avstickare i sydöstlig riktning, vilken ger en stor kontaktyta med

⁹¹ MacArthur & Wilson (1967)

⁹² Diamond (1976)

⁹³ Magnusson m.fl. (2014)

⁹⁴ Lehikoinen m.fl. (2011)

⁹⁵ Kouki & Väänänen (2000)

⁹⁶ Penttilä m.fl. (2006)

⁹⁷ Brotons m.fl. (2003)

⁹⁸ Kouki m.fl. (2012)

resten av nordvästra Sverige. Detta borde teoretiskt kunna underlätta spridningen av arter från fjällnära naturskogar österut till lägre delar av Norrlands och norra Svealands inland. Däremot innehåller den fjällnära skogen inte hela den boreala artstocken, vilket kan till viss del begränsa omfattningen av denna fastlandsfunktion.



Figur 5. Schematisk bild av nordvästra Sveriges potentiella funktion som storskalig korridor (gula pilar) samt regional spridningskälla ('fastlandsfunktionen'; röda pilar).

Nordvästra Sverige som randområde

Nordvästra Sverige och närliggande delar av Norge utgör den nordvästligaste utposten för flera arter som finner sin yttersta klimatiska eller ekologiska toleransgräns just i detta område. Populationer som ligger i utkanten av en arts utbredningsområde kallas för randpopulationer. Randpopulationer kan utgöra evolutionära 'hotspots', där selektionsprocesser under extrema förhållanden samt genetisk drift kan leda till genetisk differentiering och eventuellt artbildning^{99,100}. Samtidigt kan randpopulationer vara mer sårbara för utdöende på grund av mindre genetisk variation och individtäthet jämfört med populationer nära kärnan av artens utbredningsområde¹⁰¹. Med andra ord finns det flera egenskaper som gör vissa randpopulationer extra värdefulla ur naturvårdssynpunkt: genetisk särprägel som bidrar till genetisk mångfald (till exempel i form av anpassningar till extrema ekologiska förhållanden), långt avstånd till störningar som kan drabba de centrala delarna av artens utbredningsområde och hög utdöenderisk på grund av liten genetisk variation¹⁰¹.

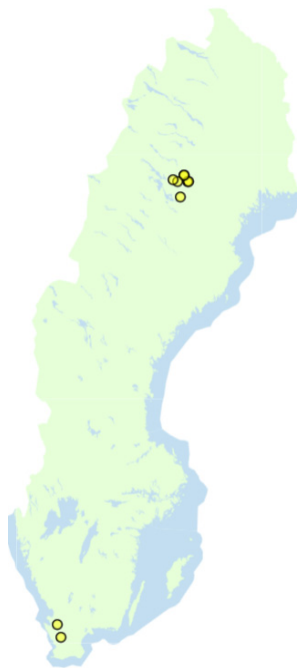
Den genetiska särprägel som kan bidra till randpopulationers naturvårdsbiologiska värde är beroende av en viss grad av isolering från de centrala delarna av artens utbredningsområde¹⁰⁰. Inom Skandinavien har nordvästra Sveriges skogar en stor kontaktyta med lägre belägna mellanboreala

⁹⁹ Levin (1970)

¹⁰⁰ Eckert m.fl. (2008)

¹⁰¹ Hardie & Hutchings (2010)

och sydligt boreala skogar, vilket borde leda till en begränsad grad av isolering för många randpopulationer. Å andra finns det flera exempel på arter som har tydligt isolerade randpopulationer i nordvästra Sverige, till exempel mussellav *Normandina pulchella*, lilaköttig taggsvamp *Sarcodon fuligineoviolaceus*, hasselticka *Dichomitus campestris* och tolv tandad barkborre *Ips sexdentatus* (figur 6). Ur ett kontinentalt perspektiv kan nordvästra Sverige (särskilt de sydvästra delarna som ligger långt ifrån den finska gränsen) också anses vara relativt isolerade från den eurasiatiska landmassans nordligt boreala skogar som sträcker sig österut. Detta kan möjligen bidra till en genetisk särprägel hos vissa nordvästsvenska populationer. Trots svårigheterna med att bedöma vikten av nordvästra Sverige som randområde för den nordboreala floran och faunan finns det skäl att ta hänsyn till denna potentiella funktion i en diskussion av områdets betydelse i ett bredare naturvårdssammanhang. Kunskapen kring naturvårdsbiologiskt värdefulla randpopulationer i nordvästra Sverige är bristfällig, men uppmärksamheten kring dessa har ökat och vissa myndigheter arbetar aktivt med att kartlägga sådana populationer¹⁰².



Figur 6. Svenska fynd av tolv tandad barkborre (*Ips sexdentatus*) i Artportalen för perioden 1998-2018¹⁰³. Under 1900-talet försvann arten från stora delar av landet men en randpopulation finns kvar i Piteå lappmark. Dessutom föreligger några sentida fynd i Skåne. Norska fynd av arten under denna period är begränsade till de nordostligaste och södra delarna av Norge¹⁰⁴. Artens utbredningsområde inkluderar stora delar av Europa och sträcker sig över Mellanöstern och Sibirien till östra Asien.

3.4 Nordvästra Sverige i en dynamisk värld

Ekosystem och landskap är inte statiska; i naturen sker en kontinuerlig dynamik som måste beaktas i naturvårdsarbetet. Forskningen kring dynamiska skogslandskap är därmed av stor betydelse för att få bättre förståelse för processerna som påverkar ekosystemen och vad de kan få för konsekvenser för den biologiska mångfalden. Denna 'dynamik' avser både historiska händelser som påverkar processer och tillståndet i dagens landskap, och framtida händelser och processer som kan förändra förutsättningarna för naturvården framöver.

¹⁰² Länsstyrelsen Jämtland (2008)

¹⁰³ SLU (2018b) www.artportalen.se/

¹⁰⁴ Artsdatabanken (2018)

En viktig aspekt i sammanhanget är det faktum att det finns tidsfördröjningar i arternas respons på landskapsförändringar. En försämring av biotopens kvalitet – kombinerad med tidsfördröjningar i arternas respons – kan leda till att ett skogsområde idag hyser fler arter än det egentligen kan härbärgera på lång sikt. Begreppet 'utdöendeskuld' har myntats som ett sätt att beskriva antalet arter som på sikt kommer att försvinna från ett område på grund av tidigare försämringar i habitatet¹⁰⁵. Tidsfördröjningarna i arternas respons kan ha en rad olika orsaker, till exempel små demografiska effekter som gör att det tar en lång tid för att den lokala populationen gradvis ska minska till noll, eller ett långt livsspann hos vissa kvarvarande individer.

På grund av en kortare historik av trakthyggeskogsbruk kan bestånd i nordvästra Sveriges brukade landskap förväntas ha en större utdöendeskuld än motsvarande bestånd i delar av landet med en längre brukningshistorik, eftersom artsamhällena i nordväst har haft kortare tid på sig för att stabilisera sig på ett lägre artantal. En studie av vedsvampar har uppvisat tydliga tecken på en utdöendeskuld hos rödlistade arter i ett studielandskap i norrbottniska delen av nordvästra Sverige¹⁰⁶. Hos specialiserade arter som lappticka (*Amylocystis lapponica*), doftskinn (*Cystostereum murrainii*), ulltickeporing (*Skeletocutis brevispora*) och ostticka (*Skeletocutis odora*) var förekomsterna högre i bestånd som isolerats nyligen än i sådana som isolerats en längre tid tillbaka. Detta tyder på att arterna i de nyligen isolerade bestånden "ännu inte hunnit minska" men att de sannolikt kommer att göra det med tiden.

Det är värt att notera att utdöendeskuldbegreppet predikterar en artförlust under antagandet att landskapets ekologiska kvalitet inte förbättras i framtiden. Om aktiva åtgärder vidtas för att öka kvaliteten på arternas habitat kan utdöendeskulden minskas. Trots att vissa substrat kan kräva flera hundra år för att återskapas (t.ex. mycket grova eller senvuxna torrakor) kan vissa egenskaper av vikt för rödlistade arter effektivt återskapas genom naturvårdande skötsel, till exempel naturvårdsbränning¹⁰⁷.

Den motsatta processen till utdöendeskuld heter 'artinvandringsskuld'¹⁰⁸. Artinvandringsskulden består av alla arter som står på tur med att etablera sig i ett lämpligt område i framtiden. Denna skuld kan också förväntas vara relativt stor i nordvästra Sverige, av minst två skäl. För det första bidrar de stora kvarvarande naturskogsområdena i nordväst med källpopulationer som på sikt kan återkolonisera landskap där biotopförlust har skett, förutsatt att biotopernas kvalitet ökar i framtiden. För det andra kan framtida klimatförändringar påverka arternas utbredningsområden på så sätt att flera arter kan komma att etablera sig i nordvästra Sverige.

En viktig fråga i sammanhanget är huruvida nordvästra Sverige kan i framtiden utgöra ett refugium (det vill säga en sorts 'tillflyktsort') för arter som försvinner från varmare delar av landet (främst kustnära och sydligare områden) i takt med klimatförändringen. Detta kräver dels att förhållandena i framtidens nordvästra Sverige blir lämpliga för dessa arter och dels att arterna har möjlighet att sprida sig till området. På grund av områdets nordliga läge och högre höjd över havet

¹⁰⁵ Tilman m.fl. (1994)

¹⁰⁶ Berglund & Jonsson (2008)

¹⁰⁷ Hekkala m.fl. (2014)

¹⁰⁸ Jackson & Sax (2010)

vore det logiskt att förvänta sig att klimatet i nordväst kommer att vara lämpligt för många 'sydliga' arter i framtiden. Detta beror dock på hur klimatet förändras i nordväst jämfört med resten av landet och hur framtidens markanvändning påverkar skogarna i området. Enligt tillgängliga klimatscenarier förutspås de största ökningarna av årsmedeltemperatur och -nederbörd att ske just inom nordvästra Sverige¹⁰⁹, vilket delvis skulle kunna motverka områdets framtida nytta som klimatrefugium. Olika scenarier för brukandet av de nordvästsvenska skogarna kan också påverka den framtida mängden habitat för koloniserande arter som har speciella krav på olika strukturer och livsmiljöer. Till exempel visar resultat ur Skogliga konsekvensanalyser 2015 (SKA 15) att andelen lövträd kan förväntas öka i stora delar av området under scenariot *Dagens skogsbruk*¹¹⁰. Fler sådana scenarioanalyser med fokus på naturvårdsrelevanta indikatorer behövs för att bättre kunna bedöma nordvästra Sveriges framtida roll ur ett bredare perspektiv.

En annan förutsättning för att nordvästra Sverige ska kunna utgöra ett framtida klimatrefugium är att arterna kan sprida sig dit. Trots att nordvästra Sverige redan idag hyser en stor andel av de rödlistade boreala arterna (se ovan) är det många boreala och boreonemorala arter som inte förekommer i området. Storskalig artspridning till området kräver god ekologisk konnektivitet främst i den sydost-nordvästliga riktningen som speglar den huvudsakliga klimatgradienten. Här kan de lägre delarna av nordvästra Sverige (det vill säga områdets östra kant) komma att spela en viktig roll för artspridningen från de kustnära områdena till de högbelägna fjällnära skogarna som karakteriseras av ett kallare klimat. En eventuell spridning av sydliga arter in i nordvästra Sverige kan vara positiv ur ett klimatrefugiumperspektiv, men den kan också ha konsekvenser för känsliga arter som idag förekommer inom området. I takt med ökningarna i temperatur och nederbörd kan vissa av dessa arter trängas undan. En nyligen publicerad studie av vedmossor visar nämligen att mindre mossarter med en nordlig utbredning kan vara extra känsliga för klimatförändringen genom en kombination av direkta klimateffekter och ökad konkurrens från stora mossarter som expanderar norrut¹¹¹. Sammantaget kan klimatförändringarna innebära att fler arter förekommer i nordvästra Sverige i framtiden, men de kan också minska områdets framtida potential som storskalig spridningskälla för vissa arter som idag förekommer inom området (det vill säga försämra 'fastlandsfunktionen'; se ovan).

Diskussionen ovan omfattar både historiska (till exempel utdöendeskuld) och framtida aspekter (till exempel förändrat klimat och markanvändning) av den dynamiska naturen av skogslandskapen. Trots vikten av att beakta framtida processer i en diskussion av nordvästra Sveriges naturvårdsbetydelse på de nationella och internationella planerna är det viktigt att poängtera att nyckelbiotopsdefinitionen (se *avsnitt 2.1* ovan) fokuserar på dagens tillstånd ("*idag har mycket stor betydelse för skogens flora och fauna*"). En strikt tolkning av den gällande definitionen innebär alltså att bedömningen av ett enskilt skogsobjekts status som nyckelbiotop ska baseras på dess naturvårdsbetydelse idag, utan hänsyn till hur olika processer kan påverka dess framtida betydelse för floran och faunan.

¹⁰⁹ Sjökvist m.fl. (2015)

¹¹⁰ Claesson m.fl. (2015)

¹¹¹ Löbel m.fl. (2018)

Sammanfattning: Ur nationellt och EU-perspektiv är nordvästra Sverige unikt i många avseenden: nordligt boreala förhållanden med säreget klimat och topografi, låg genomsnittlig grad av mänsklig påverkan med förekomst av större landskap som är opåverkade av modernt skogsbruk, samt en välbevarad artstock med flera tiotals regiontypiska arter av särskilt naturvårdsintresse. Området kan också spela viktiga makroekologiska funktioner genom att utgöra en korridor mellan Skandinavien och östra Fennoskandien, agera som en regional spridningskälla ('fastland') för arterna och hysa genetiskt värdefulla populationer av arter som befinner sig vid gränsen av sin utbredning. Dessa egenskaper ger de nordvästra skogarna en stor allmän naturvårdsbetydelse. Samtidigt visar forskningen och analyser av diverse datakällor att det finns stor variation inom nordvästra Sverige med avseende på ekologiska förutsättningar, mänsklig påverkan och förekomst av naturvårdsintressanta arter. Detta är delvis en konsekvens av att 'nordvästra Sverige' hittills har, av praktiska skäl, avgränsats utifrån administrativa snarare än naturvårdsekologiska gränser. Nordvästra Sveriges egenskaper och funktion kan komma att förändras i framtiden på grund av dynamiken i skogsekosystemen och olika påverkansfaktorer.

4 Det inomregionala perspektivet: omgivningens påverkan på ett objekts naturvårdsbetydelse

4.1 Modeller som beskriver den förväntade naturvårdsbetydelsen av ett objekt beroende på landskapets egenskaper

Det råder bred konsensus inom forskarsamhället om att landskapsperspektivet är en oumbärlig grund för ett effektivt naturvårdsarbete^{112,113,114}. Särskilt sedan senare delen av 1990-talet har en mängd studier inom landskapsekologi och rumslig ekologi bidragit till ett förbättrat kunskapsunderlag för det praktiska naturvårdsarbetet.

I det här avsnittet presenteras modeller som beskriver landskapsomgivningens effekter på den förväntade naturvårdsbetydelsen av ett skogsobjekt. Här används ordet 'landskap' i bred bemärkelse för att omfatta alltifrån mindre landskapsavsnitt (några hundratals hektar) till den geografiska skalan som motsvarar en mindre region. I modellerna antas objektets interna egenskaper uppfylla alla kvalitetskrav som ställs för biotopen i fråga; ur en arts perspektiv kan man säga att objektet utgör en lämplig habitatfläck på beståndsnivå. Modellerna som presenteras i det här avsnittet tar alltså inte hänsyn till hur variation i objektets interna kvaliteter (till exempel mängder av olika ekologiska substrat i skogen) kan påverka dess betydelse för arterna. Detta diskuteras i *avsnitt 5* nedan.

Här presenteras två separata modeller för att beskriva den förväntade naturvårdsbetydelsen av ett skogsobjekt beroende på landskapets egenskaper: (1) en grundmodell och (2) en modell för biotop typer/arter för vilka det finns en förpliktelse eller ett uttryckt mål att bevara biotoperna/arterna i det aktuella landskapet.

4.1.1 Grundmodell

En grundläggande faktor som påverkar ett enskilt objekts naturvårdsbetydelse är habitatets funktionalitet inom det omgivande landskapet. I en diskussion om landskapsperspektivet i jordbruket föreslog Tscharntke m.fl.^{115,116} att sambandet mellan en naturvårdsåtgärds effektivitet och landskapets ekologiska kvalitet är unimodalt (det vill säga puckelformat). Enligt denna modell förväntas en naturvårdsåtgärd ha låg effektivitet i helt eller nästan helt omvandlade landskap eftersom artstocken är för utarmad för att kunna svara. Naturvårdsåtgärdernas effektivitet förväntas också vara låg i komplexa landskap (det vill säga landskap med mycket begränsad mänsklig påverkan) eftersom den biologiska mångfalden

¹¹² Angelstam (1997)

¹¹³ Lindenmayer & Franklin (2002)

¹¹⁴ Niklasson & Nilsson (2005)

¹¹⁵ Tscharntke m.fl. (2005)

¹¹⁶ Tscharntke m.fl. (2012)

redan är stor nästan överallt i dessa landskap, vilket begränsar möjligheten att särskilja en lokal respons på naturvårdsinsatser. Enligt Tschardtke m.fl.:s modell uppnår naturvårdsåtgärder den högsta effektiviteten i landskap som varken är starkt utarmade eller mycket komplexa, utan hamnar någonstans däremellan längs påverkansgradienten. Där finns ett stort behov av naturvårdsåtgärder samtidigt som det finns goda landskapsförutsättningar (till exempel viss artstock) som gör att åtgärder kan ge effekt.

De empiriska studier som genomförts i Centraleuropas jordbrukslandskap stöder denna hypotes och indikerar att naturvårdsåtgärder är mest effektiva i så kallade "enkla landskap" med 1–20 % naturliga miljöer: i utarmade landskap med <1 % naturliga miljöer (till exempel stora delar av Nederländerna) är artstocken för fattig för att kunna respondera på lokala naturvårdsåtgärder, medan i komplexa landskap med >20 % naturliga miljöer är den biologiska mångfalden redan stor över större delar av landskapet¹¹⁷. Däremot finns det fortfarande en hel del osäkerhet kring var puckerkurvas 'topp' finns i dessa jordbrukslandskap.

För skogliga landskap finns det förhållandevis få studier om sambandet mellan de lokala effekterna av naturvården och landskapssammanhanget. I en studie av vedskalbaggar på hyggen i svensk boreal skog fann Rubene m.fl.¹¹⁸ att en positiv effekt av mängden död ved på den lokala artrikedomen endast förekom i landskapsavsnitt som innehöll relativt mycket död ved. Denna studie genomfördes i brukade landskap med begränsade arealer av dödvedsrika biotoper. En finsk studie av naturvårdsbrännings effekter på skalbaggar visade på ett liknande mönster: artantalet var betydligt högre i brända lokaler som låg i östra Finland, som kännetecknas av en relativt kort skogsbrukshistorik, än i västra Finland, där en lång historik av intensivt skogsbruk präglar landskapet¹¹⁹.

Resonemanget som presenteras ovan avser effekterna av naturvårdsåtgärder, men den kan också breddas till att omfatta den generella naturvårdsbetydelsen av ett enskilt skogsområde, det vill säga betydelsen av områdets (till exempel ett skogsbestånds) existens för floran och faunan. Ett sätt att göra denna konceptuella modell mer operationell är att koppla den till kunskap om landskapsegenskapers effekter på arters populationer. Landskapsekologisk forskning och metapopulationsteori har visat att det för vissa specialiserade arter finns kritiska mängder habitat som måste överstigas för att en metapopulation ska kunna fortleva på lång sikt (se *avsnitt 4.2*). I landskap där habitatandelen ligger långt över denna nivå kan en viss mängd habitat förloras utan att äventyra metapopulationens långsiktiga överlevnad. Här bidrar varje enskilt objekt relativt lite till landskapets funktionalitet för arten. Med andra ord är marginalnyttan av ytterligare habitatareal liten; varje enskilt objekt har således en relativt låg naturvårdsbetydelse (se *figur 7a*, långt ut till höger längs den vågräta axeln). I takt med att man rör sig mot lägre habitatandelar (det vill säga mot vänster i *figur 7a*) kommer man till ett område där sannolikheten för artens långsiktiga fortlevnad minskar med en minskande habitatmängd. Här får varje objekt en större naturvårdsbetydelse eftersom varje ytenhet habitat kan spela en relativt stor roll för metapopulationens framtida fortlevnad.

¹¹⁷ Tschardtke m.fl. (2012)

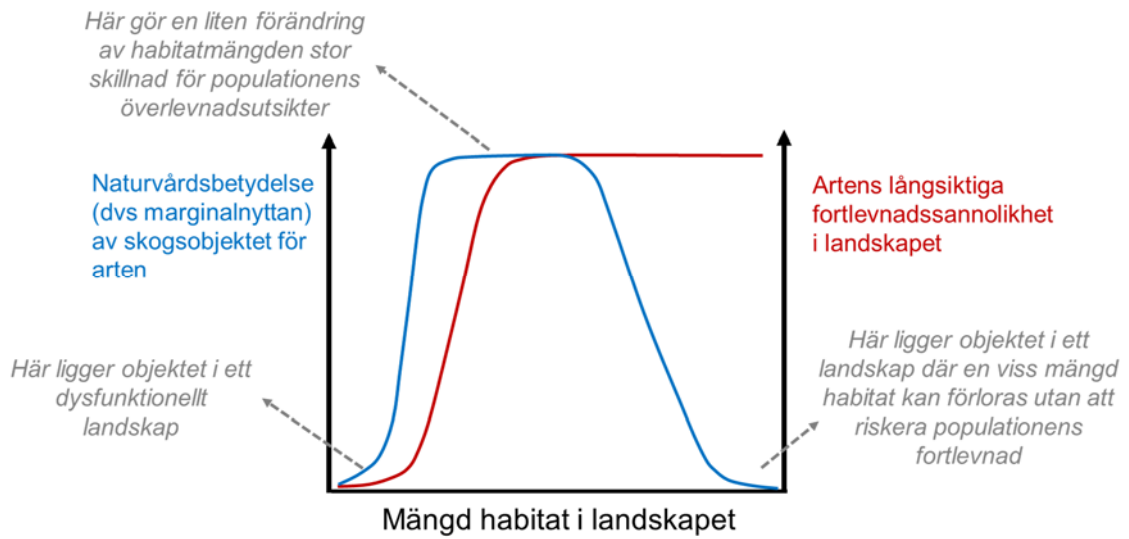
¹¹⁹ Kouki m.fl. (2012)

¹¹⁸ Rubene m.fl. (2017)

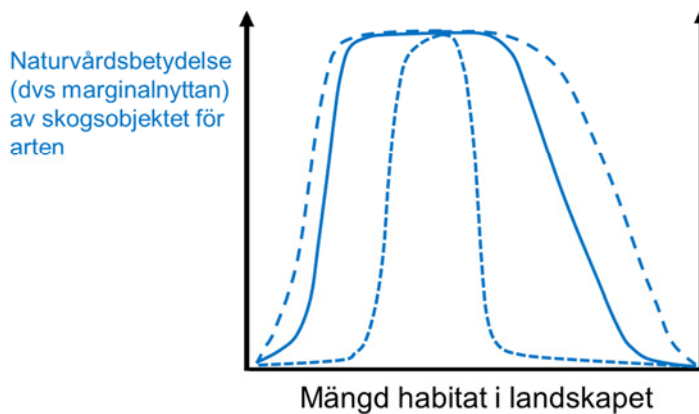
Rent teoretiskt uppnås den maximala naturvårdsbetydelsen när objektet ligger i ett landskap som befinner sig i området som ligger precis till höger om punkten där fortlevnadssannolikhetskurvan (den röda kurvan i *figur 7a*) börjar sjunka kraftigt med en minskande habitatandel. Ur en praktisk synpunkt kan objektets naturvårdsbetydelse anses vara maximal (den övre delen av den blå puckeln i *figur 7a*) över ett bredare område kring denna punkt (se nedan). När man gradvis rör sig mot betydligt lägre habitatandelar (det vill säga vidare mot vänster i *figur 7a*) blir landskapet mindre funktionellt för arten i fråga. Detta kan bero på olika processer kopplade till habitatförlust och -fragmentering, till exempel minskad kolonisering av habitatfläckar på grund av för stora avstånd mellan fläckarna eller ökat utdöende i små habitatfläckar. Som en följd har metapopulationen en låg sannolikhet att överleva på lång sikt. Här får varje enskilt objekt en mindre naturvårdsbetydelse på grund av denna bristande funktionalitet. Kurvan som visar naturvårdsnyttan (blå) sjunker därmed över ett område som ligger någonstans till vänster om kurvan som visar artens sjunkande fortlevnadssannolikhhet med minskade habitatandel (röd).

Denna grundmodell kopplar ihop ett skogsobjekts naturvårdsbetydelse (blå kurvan i *figur 7*) och kunskap om arternas landskapskrav (röda kurvan). Med andra ord erbjuder den ett sätt att koppla en del av uttolkningen av nyckelbiotopsdefinitionen (“*mycket stor betydelse för floran och faunan*”, här med avseende på landskapsnivån) med kunskap om ekologiska samband i landskapet. Observera att den generella principen som beskrivs ovan enbart gäller för biotyper eller arter för vilka det inte föreligger en förpliktelse att bevara arten/biotopen i det aktuella landskapet. Nedan (*avsnitt 4.1.2*) presenteras en separat modell för biotyper/arter där det finns sådana förpliktelser.

a)



b)



Figur 7. (a) Grundmodell för sambandet mellan ett skogsobjekts naturvårdsbetydelse och landskapets kvalitet utifrån en fokalararts krav med avseende på mängden habitat. Den röda kurvan visar artens långsiktiga fortlevnadssannolikhet i landskapet. Den blå kurvan visar objektets naturvårdsbetydelse (det vill säga betydelse av dess existens för skogens flora och fauna), uttryckt som marginalnyttan för naturvården. Observera att kurvornas exakta form varierar mellan olika biotyper; modellen ska därmed tillämpas separat för olika biotyper eller arters habitat. Modellen tolkas enklast genom att läsa figuren från höger till vänster, det vill säga genom att beskriva hur ett objekts naturvårdsbetydelse påverkas av en gradvis minskande mängd habitat i landskapet. (b) Graden av osäkerhet kring art-habitat-sambandets exakta form och risken för stokastiska händelser kan påverka bedömningen av objektets naturvårdsbetydelse. Mer osäkerhet och högre risk för storskaliga störningar resulterar i en bredare puckel (långstreckad kurva) medan mindre osäkerhet och mindre risk för störningar ger en smalare puckel (kortstreckad kurva).

Den ovanpresenterade grundmodellen föreslår alltså ett puckelformat samband mellan landskapets kvalitet och ett objekts naturvårdsbetydelse, men sambandets exakta form påverkas av ett antal faktorer:

- *Arterna och biotoptyperna som står i fokus.* Arter kopplade till olika habitat påverkas olika av landskapets egenskaper, vilket innebär att varje art/biotoptyp har sin egen kurva. Separata modeller behöver således utvecklas för olika arter/biotoper. I verkligheten är det naturligtvis inte realistiskt att utveckla olika modeller för alla känsliga arter som förekommer i landskapet. I stället kan man välja att fokusera på de mest krävande arterna för varje biotoptyp, så kallade 'fokala arter'¹²⁰. Alternativt kan modellen tillämpas på hela artsamhället för en viss biotoptyp genom att använda artrikedom som responsvariabel – se nedan.
- *Formen på sambandet mellan landskapets kvalitet (till exempel mängden habitat) och artens fortlevnadssannolikhet.* Förekomsten av en skarp tröskel i artens respons på landskapets egenskaper kan underlätta identifieringen av ett relativt begränsat område längs landskapskvalitetsgradienten där ett objekts naturvårdsbetydelse kan anses vara hög, medan en mjukare övergång (det vill säga en gradvis förändring i artens fortlevnadssannolikhet längs landskapsgradienten) försvårar avgränsningen av ett sådant område. (Se *avsnitt 4.2* nedan för en diskussion av tröskelvärden inom skoglig naturvårdsekologi.) En viktig aspekt att beakta är hur den hänsyn som tas i samband med skogsbruksåtgärder i produktionsskogen bidrar till habitattillgång för specialiserade arter¹²¹.
- *Graden av osäkerhet kring artens respons på landskapets kvalitet.* I en hypotetisk situation med perfekt kunskap och skarpa trösklar skulle man teoretiskt kunna identifiera exakta brytpunkter längs landskapskvalitetsgradienten där objektets naturvårdsbetydelse övergår från att vara mycket låg till mycket hög och tvärtom. I praktiken präglas däremot alla habitatmodeller av viss osäkerhet. Som en följd av denna osäkerhet kan ett objekts naturvårdsbetydelse anses vara hög över ett bredare område: därför täcker puckeln för den blå kurvan i *figur 7a* hela 'övergångsområdet' för den röda kurvan som visar artens fortlevnadssannolikhet. Detta är en tillämpning av försiktighetsprincipen: skogsobjektet får utökad naturvårdsbetydelse genom att med sin habitatareal bidra med extraskydd mot de eventuella negativa konsekvenserna av imperfekt kunskap.
- *Stokastiska processer i miljön.* I verkliga landskap kan habitatmängden plötsligt minska på grund av oförutsedda händelser, till exempel storskaliga störningar som stormar, okontrollerade skogsbränder, insektsjärjningar eller svampsjukdomar. Detta gör att objekt som ligger i landskap där habitatmängden ligger över den kritiska mängden ändå kan ha relativ stor naturvårdsbetydelse genom att de med sin areal bidrar till att

¹²⁰ Lambeck (1997)

¹²¹ Lindenmayer & Franklin (2002)

skydda systemet mot de potentiella effekterna av sådana oförutsedda händelser. Detta bidrar också till en bredare puckel för den blå kurvan.

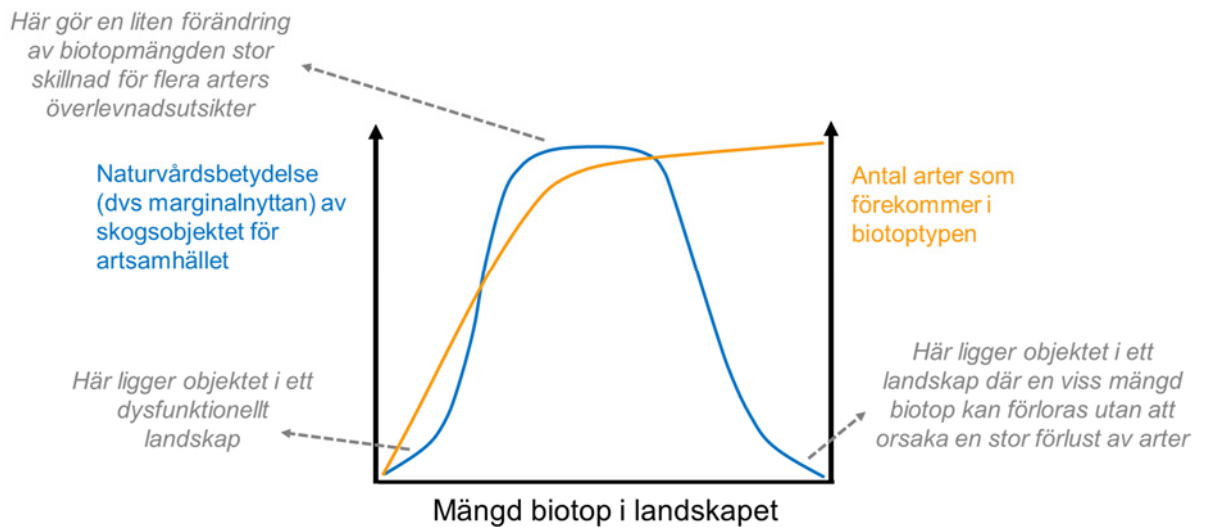
I *figur 7b* illustreras effekten av osäkerhet och risk för slumpmässiga händelser på sambandet mellan objektets naturvårdsbetydelse och mängden habitat i landskapet. Det ideala teoretiska fallet med ett perfekt känt och helt förutsägbart system skulle resultera i en mycket smal puckel, medan mer osäkerhet och högre risk för storskaliga störningar skulle resultera i en bredare puckel.

Modellen som presenteras ovan bygger främst på hur enskilda fokalarternas metapopulationer responderar till landskapets egenskaper, medan Tscharncke m.fl.:s resonemang^{122,123} handlade om artsamhällen (landskapets artstock). Dessa två perspektiv kan enkelt förenas genom att betrakta artsamhällets respons som summan av de ingående arternas respons. Naturlandskap med mycket låg grad av mänsklig påverkan kan förväntas vara funktionella för en stor andel av områdets arter. I sådana landskap är marginalnyttan av varje enskilt skogsobjekt relativt låg eftersom landskapet erbjuder stora mängder habitat för de flesta naturligt förekommande arter, inklusive de som är särskilt krävande. Här kan en viss mängd biotop försvinna utan att orsaka en större minskning av antalet arter i landskapet.

I motsats erbjuder ekologiskt utarmade landskap dålig funktionalitet för flertalet specialiserade arter. Enskilda skogsobjekt kan anses ha låg naturvårdsbetydelse i dessa landskap eftersom den 'funktionella artstocken' av specialiserade arter är fattig och de få arter som förekommer är vanliga generalister. Modellen kan alltså skalas upp från den mer detaljerade metapopulationsnivån (enskilda metapopulationers status; *figur 7*) till den bredare artsamhällsnivån (artantal) (*figur 8*). Det puckelformade sambandet mellan objektets naturvårdsbetydelse och mängden biotop i landskapet förväntas vara tydligast för artsamhällen som innehåller många specialiserade arter med begränsad spridningsförmåga, medan ett sådant samband kan vara svårare att urskilja för artsamhällen som till stor del utgörs av lättspredda generalister. Det finns ett tydligt behov av framtida forskning för att testa dessa hypoteser.

¹²² Tscharncke m.fl. (2005)

¹²³ Tscharncke m.fl. (2012)



Figur 8. Grundmodell för sambandet mellan ett skogsobjekts naturvårdsbetydelse och landskapets kvalitet, utifrån antalet arter som kan förväntas förekomma i landskapet. Den blå kurvan visar objektets naturvårdsbetydelse, uttryckt som marginalnyttan för naturvården. Den orange kurvan visar antalet arter knutna till den fokala biototypen som landskapet kan bära. Observera att kurvornas exakta form förväntas variera mellan olika biototyper; modellen ska därmed tillämpas separat för olika biototyper.

4.1.2 Modell för biototyper och arter för vilka det finns särskilda åtaganden

Grundmodellen som presenteras i det föregående avsnittet tar inte hänsyn till eventuella lokala åtaganden i naturvårdsarbetet. Den låga naturvårdsbetydelsen som tilldelas ett objekt i (för den fokala biototypen eller arten) dysfunktionella landskap kan innebära att tillgängliga naturvårdsmedel i stället går till andra biotoper, arter eller landskap. För att biotopen eller arten ska bibehålla en god bevarandestatus inom landet eller regionen måste den alltså säkras i andra landskap där det finns bättre förutsättningar. Detta resonemang kan gälla i situationer där det finns gott om flexibilitet vad gäller naturvårdens inriktning, men inte där det finns en förpliktelse eller ett uttryckt mål att aktivt verka för bevarandet av utpekade biotoper eller arter i det aktuella landskapet. Sådana förpliktelser kan uppkomma av flera olika skäl, till exempel om det finns ett politiskt beslut om att en art ska ha gynnsam bevarandestatus och det finns indikationer på att bevarandestatusen skulle påverkas negativt om habitatmängden skulle minska i det aktuella landskapet. Med andra ord kan naturvårdspolitiska beslut på olika nivåer påverka tolkningen av ett objekts naturvårdsbetydelse.

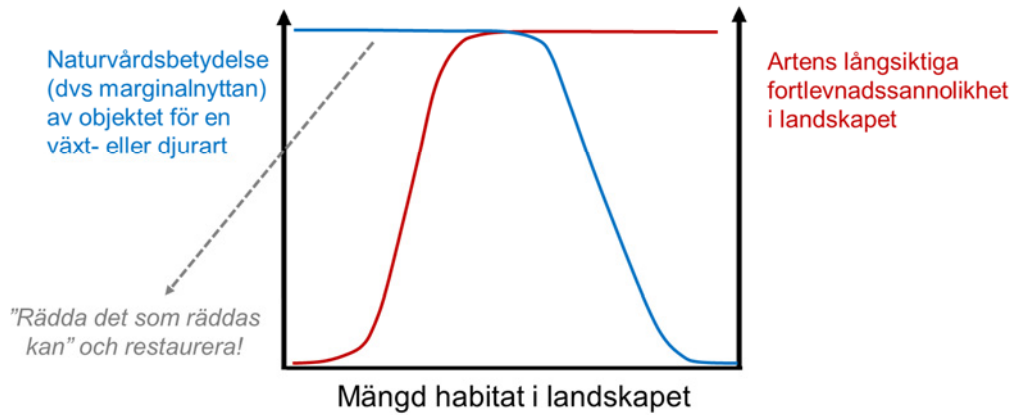
En sådan förpliktelse att aktivt verka för bevarandet av den fokala biototypen/arter i det aktuella landskapet innebär att objektets naturvårdsbetydelse inte kan anses sjunka med en minskande funktionalitet av landskapet (se vänstra delen av den röda kurvan i *figur 9*; jämför med *figur 7*). På grund av de särskilda åtaganden som rör biototypens/artens bevarande har alltså varje enskilt objekt av den aktuella biototypen en stor naturvårdsbetydelse även i (ekologiskt sett) hårt utarmade landskap. Här gäller att "rädda det som räddas

kan” och, i möjliga mån, restaurera biotoper så att landskapet på sikt blir funktionellt igen för den fokala biotoptypen eller arten.

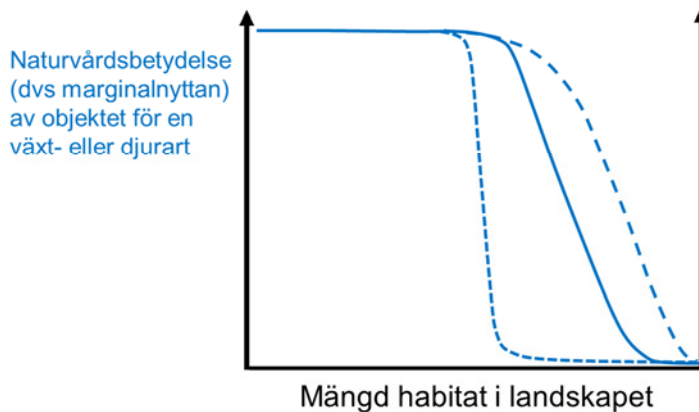
I högkvalitativa landskap (det vill säga långt ut till höger i *figur 9*) är tolkningen av modellens innebörd mindre entydig. Här kan argumenteras att ett objekts naturvårdsbetydelse är låg även om det finns en förpliktelse som gäller den aktuella biotoptypen/arter: landskapet har mycket god funktionalitet och varje enskilt objekt har därmed en relativt låg marginalnytta, eftersom biotopen/artens långsiktiga funktionalitet inte skulle hotas av försvinnandet av det enskilda objektet. Detta resonemang är det som visas i *figur 9*. Å andra sidan kan argumenteras att det finns ett stort värde i att bevara så kallade intakta skogslandskap. Till exempel har det föreslagits att intakta skogsekosystem har ett unikt värde för den biologiska mångfalden, är mer resilienta mot globala stressfaktorer såsom klimatförändringar och spelar en viktig social funktion¹²⁴. I sådana landskap kan det argumenteras att varje enskilt objekt har stor betydelse eftersom det bidrar till landskapets intakthet. Enligt detta resonemang borde den blå kurvan i *figur 9* alltså stiga upp igen längst ut till höger i fall man befinner sig i ett intakt landskap.

¹²⁴ Watson m.fl. (2018)

a)



b)



Figur 9. (a) Modell för sambandet mellan ett skogsobjekts naturvårdsbetydelse och landskapets kvalitet i fråga om arter (eller biotyper) för vilka det finns förpliktelser att bevara arten/biotypen. (b) Graden av osäkerhet kring sambandets exakta form och risken för stokastiska händelser kan påverka bedömningen av objektets naturvårdsbetydelse. Mer osäkerhet och högre risk för storskaliga störningar resulterar i att fler objekt får en större naturvårdsbetydelse (långstreckad kurva) medan mindre osäkerhet och mindre risk för störningar ger en skarpare övergång (kortstreckad kurva). Andra förklaringar som i figur 7.

4.2 Gränsvärden för biotopens mängd i landskapet

Modellerna som presenteras ovan bygger på sambandet mellan landskapets kvalitet och arternas respons, där landskapets kvalitet mäts som mängden habitat i landskapet. Ur ett landskapsperspektiv beror alltså naturvårdsbetydelsen av ett objekt på hur arterna kopplade till den aktuella biotoptypen förväntas svara på olika habitatmängder i landskapet. Sedan mitten av 1990-talet har en hel del forskningsuppmärksamhet riktats mot förekomsten av så kallade tröskelvärden (det vill säga gränsvärden) inom landskapsekologin. Det har framförallt handlat om sambandet mellan mängden habitat och arternas förekomst, populationsstatus, eller långsiktiga fortlevnad i landskapet. Ett tröskelvärde innebär ett icke-linjärt samband där populationens eller artsamhällets egenskaper förändras snabbt som en följd av en liten ändring i habitatmängden. Idén är lockande då förekomsten av tydliga trösklar skulle hjälpa att besvara frågan "Hur mycket är nog?" och därmed underlätta arbetet med att ta fram kvantitativa riktlinjer för naturvården. Inom ramen för modellerna som presenteras ovan skulle förekomsten av sådana skarpa trösklar (det vill säga en brant lutning för den röda kurvan i *figur 7a*) ge tydlig vägledning kring habitatmängderna i landskapet som resulterar i låg respektive hög naturvårdsbetydelse för det enskilda objektet (den blå kurvan).

4.2.1 Tröskelvärden för mängden habitat i landskapet

Mängden vetenskaplig litteratur om ekologiska tröskelvärden är mycket stor och några försök har gjorts att syntetisera denna kunskap^{125,126,127,128,129}. En pionjärstudie i sammanhanget är Henrik Andréns¹³⁰ tidiga genomgång av habitatfragmenteringens effekter. Utifrån en sammanställning av resultat från studier av fåglar och däggdjur i olika landskap (de flesta i skog) kom han fram till att det fanns en tröskel kring 10–30 % habitat i landskapet under vilken förändringar i artantal eller populationstäthet inte kunde förklaras enbart av habitatförlust. Under denna tröskel påverkades populationerna också av själva fragmenteringen av habitatet, genom en ökad isolering av habitatfläckar och minskad fläckstorlek. Dessa processer agerar som 'katalysatorer' som förvärrar de negativa effekterna av habitatförlust på arternas populationer. Modelleringsresultat¹³¹ indikerar också att en sådan tröskel uppkommer när habitatandelen ligger kring 20 %. Denna tröskel kallas vanligen för 'fragmenteringströskeln'.

Metapopulationsteorin förutsäger att det finns en minimimängd habitat under vilken en art inte kan fortleva i landskapet^{132,133}. Denna 'utdöendetröskel' är relaterad till fragmenteringströskeln, men dessa två begrepp fokuserar på olika aspekter: fragmenteringströskeln avser mängden habitat under vilken fragmenteringen (det vill säga det rumsliga mönstret av habitatet) börjar spela en större roll, medan utdöendetröskeln avser den kritiska mängden habitat som krävs

¹²⁵ Lindenmayer & Luck (2005)

¹²⁶ Huggett (2005)

¹²⁷ Rompré m.fl. (2010)

¹²⁸ Johnson (2013)

¹²⁹ van der Hoek m.fl. (2015)

¹³⁰ Andréns (1994)

¹³¹ Fahrig (1998)

¹³² Lande (1987)

¹³³ Ovaskainen & Hanski (2003)

för (meta)populationens långsiktiga fortlevnad^{134,135}. Som ett exempel på utdöendetröskel i svensk skog kan nämnas en metapopulationsmodell som indikerar att det krävs minst 9–17 % äldre lövskog i landskapet för att en population av vitryggig hackspett ska vara livskraftig¹³⁶. Tröskelbegreppet kan också tillämpas på artsamhällen: i takt med att mängden biotop minskar kan flera arter försvinna, vilket resulterar i en mer eller mindre skarp minskning i artantalet¹³⁷. Observera dock att olika arter inom en viss biotop förväntas ha olika tröskelvärden beroende på deras ekologiska krav¹³⁸. Arter som har en låg spridningsförmåga och som kräver stora habitatfläckar förväntas uppvisa högre tröskelvärden än arter som har hög spridningsförmåga och som inte är känsliga för fläckstorleken¹³⁹. Enligt metapopulationsekologen Ilka Hanski finns det indikationer att utdöendetröskeln ligger kring 20 % habitat för många specialiserade arter¹³⁵.

4.2.2 Exempel på empiriska studier av arters krav på landskapsnivå

Det finns många empiriska studier av tröskelvärden kring arters krav på landskapsnivå baserade på observationer av artförekomster i nutida landskap. Här används relationen mellan människans brukande och naturens respons som ett storskaligt men oplanerat experiment. De flesta sådana studier avser fåglar och däggdjur. De härstammar främst från Nordamerika och Europa men till viss del också andra världsdelar som till exempel Australien och Sydamerika. Flera av dem har lett till identifieringen av trösklar för arternas förekomst i relation i mängden habitat i landskapet. *Tabell 6* sammanställer resultat kring landskapskraven hos arter som förekommer mer än sporadiskt i nordvästra Sverige. Observera att studierna skiljer sig från varandra i flera avseenden, till exempel vad gäller val av rumslig skala, metodik och studieregion. Detta kan exempelvis förklara varför minimimängden habitat för förekomsten av tjäderspel varierar från 30 till 50 % mellan olika studier. Enbart uppgifterna för lavskrikan (*Perisoreus infaustus*) härstammar från fältforskning genomförd i själva området nordvästra Sverige.

¹³⁴ Fahrig (2001)

¹³⁵ Hanski (2011)

¹³⁶ Carlson (2000)

¹³⁷ Rompré m.fl. (2010)

¹³⁸ Betts & Villard (2009)

¹³⁹ Andrén (1996)

Tabell 6. Kvantitativa krav gällande den minsta andelen lämpligt habitat på landskapsnivå för arter som förekommer (mer än sporadiskt) i nordvästra Sverige.

Art	Listning	Landskapskrav	Källa
Orre (<i>Lyrurus tetrix</i>)	EU:s fågeldirektiv bilaga I; SVL bilaga 4	≥20–25 % lämpligt habitat (ungskog och mossar) inom 1 600 ha för förekomst av spelande tuppar	Angelstam (2004a); Angelstam (2004b); Angelstam m.fl. (2004b)
Tjäder (<i>Tetrao urogallus</i>)	EU:s fågeldirektiv bilaga I; SVL bilaga 4	≥50 % skog äldre än 40 år inom ~3 000 ha för bestående spel ≥30 % mogen skog över ett större område för bestående spel ≥34 % lämpligt habitat (äldre skog och tallsumpskog) inom 1 600 ha för minst 90 % sannolikhet av förekomst av spelande tuppar	Sirkiä m.fl. (2011) Wegge & Rolstad (1986) Angelstam (2004b)
Järpe (<i>Tetrastes bonasia</i>)	EU:s fågeldirektiv bilaga I; SVL bilaga 4	≥20 % lämpligt habitat (blandskog) om matrixen mellan habitatfläckarna består av jordbruksmark, men inget tröskelvärde om matrixen består av skog	Angelstam m.fl. (2004b)
Mindre hackspett (<i>Dryobates minor</i>)	Nationellt rödlistad (nära hotad); SVL bilaga 4	≥20 % lövdominerad skog för ett par (≥40 ha fördelat över maximum 200 ha)	Wiktander m.fl. (1992, 2001)
Tretåig hackspett (<i>Picoides tridactylus</i>)	Nationellt rödlistad (nära hotad); EU:s fågeldirektiv bilaga I; SVL bilaga 4	Ca ≥10 % gammal skog	Angelstam m.fl. (2004b)
Spillkråka (<i>Dryocopus martius</i>)	Nationellt rödlistad (nära hotad); EU:s fågeldirektiv bilaga I; SVL bilaga 4	Ca ≥20 % lämpligt habitat (hyggen, unskog eller äldre skog)	Angelstam m.fl. (2004b)
Stjärtmes (<i>Aegithalos caudatus</i>)	Inte listad	≥15–20 % lämpligt habitat (löv- eller blandskog)	Jansson & Angelstam (1999); Jansson & Saari (1999); Angelstam m.fl. (2004b)
Lavskrika (<i>Perisoreus infaustus</i>)	SVL bilaga 4	≥50 % lämpligt habitat (äldre skog)	Angelstam m.fl. (2004b)
Raggbock (<i>Tragosoma depsarium</i>)	Nationellt rödlistad (nära hotad)	Tydligt lägre förekomstfrekvens där andelen äldre skog understiger 25 %	Wikars (2004)

4.2.3 Exempel på riktvärden som föreslagits eller använts i den praktiska naturvården

Kunskapen om tröskelvärden för mängden habitat i landskapet har legat till grund för ett antal kvantitativa riktvärden inom den praktiska naturvården. I slutet av 1990-talet genomfördes en nationell bristanalys för skyddet av skog i Sverige^{140,141}. I analyserna sattes det långsiktiga behovet till 20 % av den ursprungliga mängden av varje skogsbiotop, baserat på konstaterandet att "flertal ekologiska studier visar att då 10–30 % av den ursprungliga förekomsten av en livsmiljö återstår minskar sannolikheten för långsiktig överlevnad drastiskt". Observera att 20 %-målet tillämpades som andelen av den *ursprungliga* arealen för var och en av biototyperna, inte som andel av landskapet som helhet. Ett liknande angreppssätt användes för ett stort borealt landskap i östra Kanada, där man har anammat ett riktvärde som motsvarar en tredjedel av den förindustriella mängden äldre skog i landskapet¹⁴². Riktvärden uttryckta som andelar av ursprungsmängder har också föreslagits för ekologiska substrat: Nilsson m.fl.¹⁴³ rekommenderade att minst 20 % av de ursprungliga tätheterna av gamla och ihåliga träd bör sparas i landskapet för att bevara den biologiska mångfalden.

De ovannämnda riktvärdena är formulerade relativt ursprungstillståndet, det vill säga som andelar av mängderna som fanns i 'naturlandskapet' eller i historiska landskap innan det industriella skogsbrukets framfart. Vissa forskare har påpekat att det i dagsläget inte finns empiriskt stöd för ekologiska tröskelvärden relaterade till *ursprungsmängden* habitat i landskapet¹⁴⁴. De empiriska tröskelstudierna som ligger bakom de föreslagna riktvärdena avser snarare *totalandelen av landskapet* som täcks av biotopen, utan hänsyn till de historiska mängderna (se till exempel studierna i *tabell 6*). Å andra sidan är det ekologiskt rimligt att definiera arternas krav i förhållande till den ursprungliga mängden av varje biototyp. Till exempel kan arter som är specialiserade på naturligt sällsynta biotyper förväntas ha utvecklat bättre spridningsförmåga och därmed vara evolutionärt anpassade till att utnyttja biotoper som är spridda i små mängder¹⁴⁴. Dessa arter lär inte behöva lika stora habitatmängder räknat som andelen av landskapet. I ett landskap med tiotals biotyper skulle det inte heller vara matematiskt möjligt att ha som mål att alla naturligt förekommande biotyper ska täcka 20 % av landskapet vardera! Därför finns det goda skäl att definiera riktvärdena utifrån de ursprungliga mängderna, med förbehåll att det finns ett tydligt behov av fältekologiska studier som undersöker sambandet mellan arternas krav och ursprungliga habitat-/substratmängder.

I praktiken kan båda ansatserna (det vill säga att definiera riktvärdena utifrån ursprungsmängder eller som andel av hela landskapet) leda till liknande resultat: om samma procentuella riktvärde tillämpas för var och en av de naturligt förekommande biotoperna i förhållande till deras respektive ursprungliga mängder (säg 20 % av varje biotops förindustriella mängd) kommer det att resultera i en sammanlagd yta som täcker just denna andel av landskapet (här 20 % av landskapets totalyta). Ett sådant representativitetstänk innebär att denna sammanlagda yta ska innefatta en rad olika skogstyper och successionsstadier som speglar variationen i naturlandskapet^{140,145}.

¹⁴⁰ Angelstam & Andersson (1997)

¹⁴¹ Angelstam & Andersson (2001)

¹⁴² Rompré m.fl. (2010)

¹⁴³ Nilsson m.fl. (2001)

¹⁴⁴ Ranius & Jonsson (2007)

¹⁴⁵ Angelstam & Kuuluvainen (2004)

Riktvärden har också använts i utvärderingen och planeringen av arbetet med skogliga värdeetrakter i Sverige. I en utvärdering av naturvårdsavsättningarnas roll för uppfyllelsen av miljömålet *Levande skogar* med fokus på Västerbottens län föreslogs att 30 % av skogen skyddas inom utvalda värdeetrakter¹⁴⁶. Detta riktvärde fastställdes med hänvisning till expertkunskap inom den ekologiska forskningen. I en svensk genomgång av den ekologiska kunskapen kring områdesskydd föreslogs att de intressanta skogsbiotoperna måste finnas med andelar som ligger över 15–20 % i en värdeetrakt¹⁴⁷. Metria har nyligen publicerat en landskapsanalys av skogliga värdekärnor i boreal region som underlag för strategisk planering inom formellt skydd av skog och grön infrastruktur¹⁴⁸. Som ett steg i avgränsningen av potentiella värdeetrakter användes kriteriet att 20 % av landskapsavsnittet skulle bestå av skogliga värdekärnor, med hänvisning till forskning om ekologiska tröskelvärden.

Exemplen ovan illustrerar att kunskap om tröskelvärden har fått relativt stort genomslag i den svenska naturvården. Olika riktvärden som använts eller föreslagits inom skoglig naturvård i Sverige sammanfattas i *tabell 7*. Alla dessa ligger inom intervallet 15–30 %.

Tabell 7. Riktvärden för biotopmängder som tillämpats eller föreslagits inom den praktiska skogliga naturvården i Sverige.

Sammanhang	Riktvärde	Användningsområde	Källa
Nationell bristanalys för skydd av skog i Sverige	>20 % av den ursprungliga mängden för varje biototyp	Kvantitativt underlag för naturvårdsplanering	Angelstam och Andersson (2001)
Utvärdering av avsättningarnas roll för miljömåluppfyllelsen med fokus på Västerbottens län	>30 % skydd inom utvalda värdeetrakter	Rekommendation för praktisk naturvård	Uppsäll (2012)
Sammanställning av naturvårdsbiologiskt underlag för områdesskydd i skogslandskapet för Naturvårdsverkets räkning	>15–20 % av de intressanta skogsbiotoperna inom en värdeetrakt	Rekommendation för praktisk naturvård	Appelqvist (2005)
Landskapsanalys av skogliga värdekärnor i boreal region för Naturvårdsverkets räkning	>20 % värdekärnor i landskapsavsnittet	Kvantitativt underlag för naturvårdsplanering	Bovin m.fl. (2017)
Internationellt mål för skydd av natur som undertecknats av Sverige	≥17 % skyddade områden	Internationellt naturvårdsarbete inom Konventionen för biologisk mångfald, FN	CBD (2010). www.cbd.int/sp/targets/

4.2.4 Begränsningar med tröskelbegreppet och dess tillämpning

Det finns flera begränsningar med användningen av tröskelbegreppet som ett verktyg för att fastställa riktvärden för mängden biotop på landskapsnivå. Ett antal forskare har varnat för att det aldrig kommer att vara möjligt att helt syntetisera kraven för bevarandet av den biologiska mångfalden i enkla regler¹⁴⁹. På grund av de olika svårigheterna med tröskelbegreppet har vissa ekologer till och med uppmuntrat forskarsamhället att sluta undersöka frågan "*Hur mycket är nog*"¹⁵⁰. Här är några av farhågorna kopplade till användningen av tröskelvärdesbegreppet inom naturvården:

¹⁴⁶ Uppsäll (2012)

¹⁴⁷ Appelqvist (2005)

¹⁴⁸ Bovin m.fl. (2017)

¹⁴⁹ Ranius & Fahrig (2006)

¹⁵⁰ van der Hoek m.fl. (2015)

- Olika arter i ett visst landskap reagerar på olika sätt på habitatförlust. Därför finns det inte något generellt tröskelvärde som gäller för alla arter¹⁵¹. Vissa känsliga arter kräver habitatandelar som är större än det som anges i många av de generiska tumreglerna som har föreslagits¹⁵². Dessutom uppvisar vissa arter en gradvis respons på förändringar i mängden habitat snarare än en tröskelliknande respons. Detta gör att förändringarna i det ekologiska samhället kan ske över ett brett område längs gradienten av habitatförlust. Här kan användningen av generiska tröskelvärden alltså inte garantera att artförlust inte kommer att ske¹⁵³.
- Tröskelvärden framtagna i en viss region kan inte alltid extrapoleras till andra regioner^{154,155,156}. Detta beror bland annat på att arternas habitatkrav, interaktionerna mellan arter, landskapens egenskaper (till exempel huruvida matrixen består främst av skog, jordbruksmark eller myrmark) och de abiotiska förutsättningarna (till exempel klimatet) kan variera mellan regioner.
- Resultat från empiriska studier om tröskelvärden i verkliga landskap är känsliga för olika metodologiska aspekter, till exempel de statistiska analysmetoderna, den rumsliga skalan och habitatmängdsintervallet som fångas in av studieupplägget^{150,153,157,158}. Många studier är baserade på data om arternas förekomst/icke förekomst, vilket ger relativt begränsad information om den verkliga sannolikheten för långsiktig fortlevnad¹⁵⁹. Här kan tidsfördröjningar i arternas respons på habitatförändringar ge en missvisande bild av arternas fortlevnadssannolikheten¹⁵⁰.
- De flesta studier som ligger bakom tröskelvärden anser att världen är "svart och vit" (det vill säga består av en blandning av helt lämpligt och helt olämpligt habitat i olika andelar). I verkliga skogliga landskap finns många "nyanser av grönt" med olika grader av habitatkvalitet, vilket försvårar tillämpningen av tröskelbegreppet^{152,157}. Simuleringsstudier har visat att minimimängderna habitat för arters fortlevnad påverkas starkt av matrixens kvalitet¹⁵⁴. I skogliga sammanhang innebär detta att varierande grader av miljöhänsyn i produktionsskogen kan ha en betydande påverkan på de eventuella tröskelvärdena.
- Tröskelvärdena avser oftast mängden habitat i landskapet, utan hänsyn till habitatets rumsliga fördelning (den så kallade 'konfigurationen' av habitatet). Trots att mängden habitat i flera studier visat sig vara den mest avgörande faktorn för populationernas fortlevnad^{160,161,162} kan habitatets rumsliga fördelning spela en betydande roll under vissa förhållanden^{163,164,165}. Begreppet 'metapopulationskapacitet' har föreslagits som ett alternativ som kombinerar information både om mängden och konfigurationen av habitatet i landskapet¹⁶⁴. Effekterna av habitatets mängd och konfiguration är ofta svåra att särskilja eftersom dessa två landskapsegenskaper brukar samvariera. Studier som har särskilt mellan dem indikerar att habitatmängden generellt sett har större påverkan på arternas populationer än den rumsliga fördelningen av habitatet¹⁶⁰. Det råder konsensus bland ekologer om att habitatförlust har negativa effekter på arterna,

¹⁵¹ Fahrig (2001)

¹⁵² Mönkkönen & Reunanen (1999)

¹⁵³ Lindenmayer & Luck (2005)

¹⁵⁴ Fahrig (2001)

¹⁵⁵ Rhodes m.fl. (2008)

¹⁵⁶ Betts & Villard (2009)

¹⁵⁷ Andrén (1994)

¹⁵⁸ Huggett (2005)

¹⁵⁹ Rompré m.fl. (2010)

¹⁶⁰ Fahrig (1997)

¹⁶¹ Fahrig (2002)

¹⁶² Fahrig (2003)

¹⁶³ Villard m.fl. (1999)

¹⁶⁴ Hanski (2011)

¹⁶⁵ Villard & Metzger (2014)

men påståendet att själva fragmenteringen av habitatet (det vill säga en ökad rumslig spridning av samma totalmängd habitat i form av mindre och mer isolerade fläckar) har stora negativa effekter på den biologiska mångfalden debatteras just nu¹⁶⁶. En del av denna debatt kan bero på olika definitioner av begrepp som 'mängd' och 'konfiguration' på olika rumsliga skalor, samt skillnader med avseende på de arter och ekosystem som står i fokus i olika studier.

4.3 Översiktlig analys: andel habitatklassad skog i nordvästra Sverige

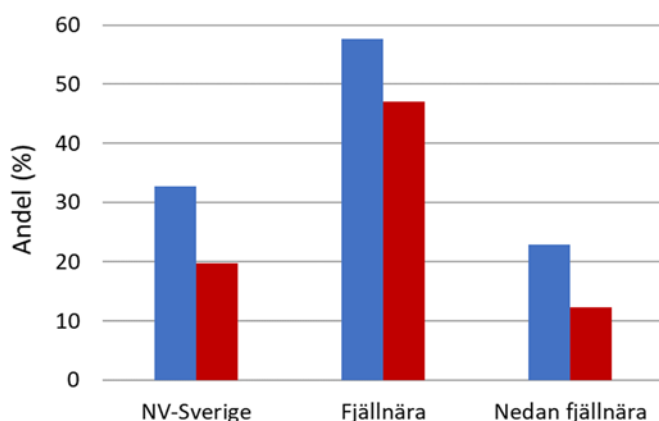
Modellerna ovan (*avsnitt 4.1*) förutsätter kunskap både om arternas landskapsekologiska krav samt om habitatmängder i det aktuella landskapet. Dessa modellers roll är främst att erbjuda ett konceptuellt ramverk för att beskriva effekten av det omgivande landskapets egenskaper på ett skogsobjekts naturvårdsbetydelse. I föregående avsnitt sammanfattas kunskapsläget kring tröskelvärden för mängden habitat i landskapet. Som ett steg i att vidare utforska den möjliga innebörden av modellerna i nordvästra Sverige kan man undersöka habitatmängder i området. I detta uppdrag ingick inte att utföra en regelmässig bristanalys baserad på detaljerade data kring habitatmängder för olika arter (eller kring mängder av olika typer av värdefulla biotoper) i förhållande till naturtillståndet i nordvästra Sverige. Ändå kan det vara intressant att på ett översiktligt sätt sammanställa tillgängliga data om habitatmängder i området. En enkel ansats är att räkna fram mängden skog som klassats som 'habitat' för rapportering till EU enligt artikel 17 i art- och habitatdirektivet. All skog som klassas enligt detta system (benämns 'habitatklassad skog' nedan) måste nämligen uppfylla en rad naturlighetskrav beträffande föryngring, frånvaro av skogsskötselåtgärder, hydrologisk påverkan, samt ett antal beståndsegenskaper¹⁶⁷. Arealen habitatklassad skog kan därför utgöra en grov indikator av mängden habitat för specialiserade arter kopplade till naturskogsliga livsmiljöer.

I *figur 10* och *tabell 8* presenteras andelen habitatklassad skog i nordvästra Sverige för skogstyper som innehåller större andelar barrträd (benämns 'barrskog' nedan; innefattar skogstyperna tallskog, granskog, barrblandskog och blandskog enligt Riksskogstaxeringens indelning men exkluderar contortaskog). Lövskog, som förekommer i nordvästra Sverige framförallt i form av fjällbjörkskog, har uteslutits från dessa analyser. Andelen habitatklassad barrskog har beräknats som kvoten mellan arealen habitatklassad barrskog och den totala arealen barrskog i nordvästra Sverige och olika delområden.

Trettiofyra procent av den barriska skogsarealen och 20 % av den produktiva barriska skogen är habitatklassade i nordvästra Sverige (*tabell 8*). Variationen mellan de fyra delområdena ligger inom $\pm 5-6$ %. Dessa andelar ligger i överkanten (all skogsmark) resp. underkanten (produktiv skog) av de generiska riktvärden som har föreslagits för minimimängden habitat i landskapet (se *avsnitt 4.2*). Däremot föreligger stora skillnader mellan de delar som ligger ovan respektive nedan den fjällnära gränsen. Ovan den fjällnära gränsen (se *figur 1*) är 58 % av den barriska skogen habitatklassad, jämfört med 23 % nedan denna gräns. För den produktiva skogen nedan den fjällnära gränsen är enbart 12 % habitatklassad, vilket ligger under de riktvärden som hittills föreslagits inom den skogliga naturvården.

¹⁶⁶ Fahrig (2017)

¹⁶⁷ Gardfjell & Hagner (2015)



Figur 10. Andel habitatklassad skog räknat utifrån all skogsmark (blått) och av all produktiv skog (rött) för barrika skogsmiljöer i nordvästra Sverige. 'Fjällnära' och 'Nedan fjällnära' avser de delar av nordvästra Sverige som ligger ovan resp. nedan gränsen för fjällnära skog.

Tabell 8. Andel habitatklassad skog och produktiv skog för barrika skogsmiljöer i nordvästra Sverige och dess olika delområden.

Område	Andel habitatklassad skog (%)	Andel habitatklassad produktiv skog (%)
Hela nordvästra Sverige	33	20
<i>Delområde 1 (Syd)</i>	27	15
<i>Delområde 2 (Norra Jämtland)</i>	36	25
<i>Delområde 3 (Västerbotten)</i>	28	19
<i>Delområde 4 (Norrbotten)</i>	38	22
Ovan fjällnära gränsen	58	47
<i>Delområde 1 (Syd)</i>	59	46
<i>Delområde 2 (Norra Jämtland)</i>	63	54
<i>Delområde 3 (Västerbotten)</i>	54	48
<i>Delområde 4 (Norrbotten)</i>	56	44
Nedan fjällnära gränsen	23	12
<i>Delområde 1 (Syd)</i>	21	11
<i>Delområde 2 (Norra Jämtland)</i>	27	18
<i>Delområde 3 (Västerbotten)</i>	19	9
<i>Delområde 4 (Norrbotten)</i>	24	12

Observera att denna översiktliga analys enbart syftar till att grovt kartlägga habitatmängderna utifrån tillgängliga data och därmed ge en fingervisning om nuläget i nordvästra Sveriges landskap. Analysen tar t.ex. inte hänsyn till produktionsbeståndens bidrag till specialiserade arters habitat. Dessutom kan exkluderingen av contortaskogen från skogsmarksarealerna (på grund av datatekniska skäl) ha lett till en liten överskattning av andelarna habitatklassad skog (troligen under någon procentenhet). Sammantaget visar analysen att: (1) mängden habitatklassad barrik skog i nordvästra Sverige som helhet ligger i närheten av de tröskelvärden och riktvärden som har föreslagits inom naturvårdsekologin, vilket innebär att enskilda objekts naturvårdsbetydelse kan anses vara relativt hög på denna rumsliga skala; (2) analyser på olika rumsliga skalor kan leda till olika tolkningar av nuläget (till exempel är andelen habitatklassad skog nästan två gånger större i norra Jämtlands fjällnära skogar än i nordvästra Sverige som helhet); (3) den största geografiska skillnaden finns mellan den fjällnära delen och de lägre delarna av nordvästra Sverige.

De mycket stora andelarna habitatklassad skog i den fjällnära delen (58 % för all skogsmark och 47 % för produktiv skog) kan tolkas som en indikation att naturvårdsbetydelsen av varje enskilt objekt kan idag anses vara lägre i dessa landskap än i nordvästra Sverige som helhet, under antagandet att ett gränsvärde kring 20–30 % skulle vara korrekt. Däremot är det viktigt att poängtera att framtida avverkningar i denna del av området skulle öka de kvarvarande objektens naturvårdsbetydelse (i takt med att habitatmängden minskar och närmar sig det kritiska området längs habitatgradienten). Dessutom skulle en eventuell minskning av habitatmängden i enskilda landskap (till exempel den fjällnära delen av ett delområde inom nordväst) per automatik också resultera i en minskning av habitatandelen för nordvästra Sverige som helhet och därmed påverka tolkningen av statusen för hela området. Slutligen är det viktigt att ha i åtanke att resonemanget kring landskapsomgivningens betydelse ska vägas mot de möjliga ekologiska rollerna av de fjällnära skogslandskapen ur ett större rumsligt perspektiv (makroekologisk funktion; se *avsnitt 3* ovan).

4.4 Separata analyser behövs för olika biotyper

Syftet med de ovan presenterade modellerna har varit att utifrån allmän ekologisk kunskap visa hur den förväntade naturvårdsbetydelsen av ett objekt kan påverkas av landskapets egenskaper i generella termer. Kunskapsmässigt finns idag ett stort glapp mellan detta teoretiska ramverk och en tillämpning av modellerna som skulle syfta till att kvantifiera enskilda skogsobjekts naturvårdsbetydelse inom olika landskap i nordvästra Sveriges. Analysen av mängden habitatklassad skog (föregående avsnitt) har också utförts på en mycket generell nivå (barriska skogar) med målet att ge en grov indikation av storleksordningen på andelen naturskogslignande habitat i området. För att kunna uttrycka sig mer specifikt om naturvårdsbetydelsen av biotoper av olika typer i nordvästra Sverige skulle det behövas en förfinad analys av olika biotopers förekomst i förhållande till historiska mängder och utvalda fokalarternas kvantitativa krav.

I en diskussion av olika skogsobjekts naturvårdsbetydelse är det alltså viktigt att komma ihåg att biotoptillgången i landskapet bör analyseras separat för alla enskilda biotyper (se till exempel Angelstam m.fl.¹⁶⁸). Ett landskap som är funktionellt för arter som är beroende av gammal grandominerad skog med intern luckdynamik (till exempel rosenticka *Fomitopsis rosea*) är inte nödvändigtvis funktionellt för arter som är kopplade till ljusa tallskogar (till exempel reliktböck *Nothorhina muricata*). Resultat ur UBM för åren 2009-2015 visar att en stor andel av de påträffade signalarterna har hittats i bara ett fåtal nyckelbiotoper¹⁶⁹. Cirka en fjärdedel av signalarterna förekom endast i ett eller två områden och mer än hälften av arterna hittades i högst 10 av totalt 477 inventerade områden. Detta innebär att de olika nyckelbiotoperna skiljer sig avsevärt och att ett habitatnätverk ur varje arts perspektiv endast omfattar en delmängd av de nyckelbiotoper som finns i landskapet. Att analysera olika biotyper separat i bedömningen av olika skogsobjekts naturvårdsbetydelse kan likställas med representativitetsprincipen, som utgör en viktig grund inom områdesskyddarbetet¹⁷⁰.

¹⁶⁸ Angelstam m.fl. (2004b)

¹⁶⁹ Wijk (2017)

¹⁷⁰ Margules & Pressey (2000)

4.5 Övriga rumsliga aspekter: läge och konnektivitet

Trots den vetenskapliga debatten kring betydelsen av habitatets konfiguration i landskapet (se *avsnitt 4.2.4*) kan objektets exakta läge samt dess konnektivitet med övriga landskapet spela en stor roll för vissa arter. I en studie av nyckelbiotoper i Norrbottens län drog Aune m.fl.¹⁷¹ slutsatsen att enbart arter med stor spridningsförmåga (>2 km) kan utnyttja nätverket av nyckelbiotoper. Flera studier inom skoglig naturvårdsekologi visar på positiva effekter av en rumslig koncentration eller god konnektivitet av habitatet på arternas fortlevnad¹⁷². Huvudmekanismen är att koncentrerade och väl sammanbundna biotoper tillsammans summerar till en stor sammanlagt yta, vilket kan leda till större lokala populationer som löper en mindre risk att dö ut. En konsekvens av detta är att ett skogsobjekt som ligger i närheten av fler (helst stora) objekt av samma biototyp, eller som är väl sammanbundet med sådana objekt, borde få större naturvårdsbetydelse än ett isolerat objekt. Den här diskussionen avser en skala som motsvarar objektets närmaste omgivning, men likväl gäller samma resonemang som presenteras för landskapsnivån i *avsnitt 4.1* ovan: bristen på ekologisk funktionalitet (i den närmaste omgivningen såväl som i det större landskapet) kan påverka ett objekts naturvårdsbetydelse på ett negativt sätt. Utöver detta spelar läget en viktig roll på grund av externa processer som kan påverka objektets interna egenskaper, till exempel kanteffekter. Sådana effekter påverkas av den närmaste omgivningen men också av objekts storlek och form. Dessa diskuteras i nästkommande avsnitt.

Sammanfattning: På den inomregionala nivån visar forskningen att ett enskilt skogsobjekts naturvårdsbetydelse påverkas av det omgivande landskapets egenskaper. Kunskap om arternas krav vad gäller mängden habitat samt om naturvårdsåtgärders effektivitet i olika landskap indikerar att marginalnyttan av ytterligare habitatareal kan variera mellan landskap beroende på de totala befintliga habitatmängderna. Utöver detta kan läges- och konnektivitetsaspekter också spela en viss roll för den ekologiska funktionen. Detta innebär att naturvårdsbetydelsen av skogsobjekt med liknande interna egenskaper kan anses variera mellan olika landskap. Tillämpbarheten av de konceptuella modellerna som presenteras i detta avsnitt beror dock på ett antal faktorer, bland annat att enskilda arter och artsamhället uppvisar tydliga och icke-linjära beroenden på mängden habitat/biotop. Förekomsten och användningen av tröskelvärden med avseende på arternas respons på habitatmängd är ett livligt debatterat område inom forskarsamhället. Graden av osäkerhet kring arternas kvantitativa krav och diverse stokastiska processer i landskapet bidrar också till svårigheterna med tillämpningen av sådana modeller. Det finns ett stort behov av empirisk forskning för att pröva dessa konceptuella modeller under nordvästsvenska förhållanden.

¹⁷¹ Aune m.fl. (2005)

¹⁷² Hanski (2000)

5 Objektsnivån: betydelsen av biotopens egenskaper

Avsnitten ovan behandlar rumsliga skalor som är större än själva objektet vars naturvårdsbetydelse ska bedömas. I det här avsnittet diskuteras den vetenskapliga kunskapen som kan vara av vikt för bedömningen av ett objekts naturvårdsbetydelse med fokus på den lokala nivån, det vill säga objektets egna egenskaper. Först presenteras kunskap om den ekologiska betydelsen av objektets storlek och form. Sedan diskuteras biotopens interna egenskaper med fokus på död ved, en kritisk resurs för många rödlistade arter.

5.1 Objektets storlek och form

5.1.1 Storlek och naturvårdsbetydelse

Mycket av den tidiga teoribildningen inom ekologi och biogeografi handlade om sambandet mellan ett områdes storlek och olika arters förekomst. Enligt MacArthur och Wilsons öbiogeografiska teori¹⁷³ styrs den lokala utdöendetakten på öar framförallt av öns storlek, där en större areal resulterar i en lägre utdöendetakt. Relationen mellan artantalet i ett område (till exempel en ö eller en biotopfläck) och områdets storlek brukar benämnas 'art-yta-sambandet'.

Det positiva sambandet mellan artrikedom och areal är ett av de bäst kända mönstren inom ekologin¹⁷⁴. Till exempel visar resultat från UBM-inventeringen på ett tydligt samband mellan nyckelbiotopernas totala areal och antalet signalarter, detta trots att artinventeringen i UBM begränsas till 2 ha-stora delområden för större nyckelbiotoper¹⁷⁵. På liknande sätt har en finsk studie visat att mindre nyckelbiotoper (<0,5 hektar) hyser färre vedsvampsarter än större nyckelbiotoper¹⁷⁶. En studie av växter och svampar i barnnaturskogsområden av olika storlekar i ett norrbottniskt landskap har visat att innerdelen av större skogsobjekt hyser fler rödlistade arter än innerdelen av mindre skogsobjekt¹⁷⁷. Det, tillsammans med ytterligare analyser, ledde till slutsatsen att rödlistade arter bland dessa organismgrupper fångas upp bättre av större områden. I samma landskap har en annan studie visat att vissa fågelarter undviker mindre skogsområden och att områden >10 hektar hyser fler fågelarter än vad som skulle förväntas rent statistiskt¹⁷⁸.

Den naturvårdsekologiska forskningen i boreal skog visar alltså att ett skogsobjekts storlek kan påverka dess naturvårdsbetydelse på ett positivt sätt. Större objekt har många fördelar ur naturvårdssynpunkt:

- De kan erbjuda resurser för fler individer av varje art. Ett stort antal individer minskar risken för att lokala populationen slås ut på grund av demografiska eller genetiska processer;
- De kan fånga upp mosaiker av flera biotoptyper som förekommer tillsammans, vilket gynnar vissa arter som utnyttjar resurser från båda biotoptyperna;

¹⁷³ MacArthur & Wilson (1967)

¹⁷⁴ Lawton (1999)

¹⁷⁵ Wijk (2017)

¹⁷⁶ Ylisirniö m.fl. (2016)

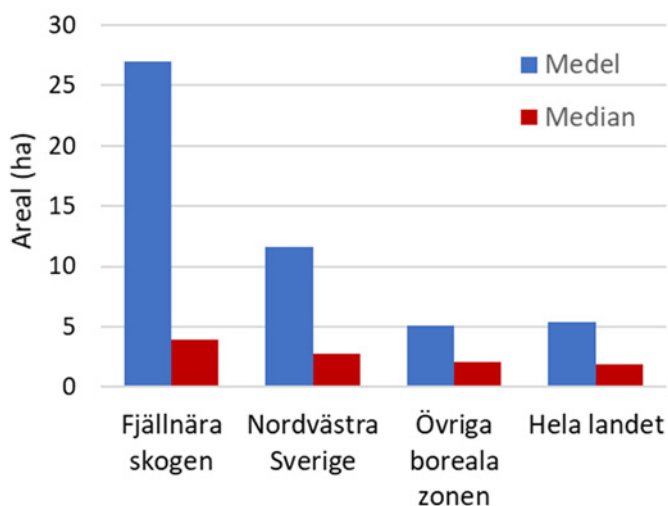
¹⁷⁷ Berglund & Jonsson (2003)

¹⁷⁸ Edenius & Sjöberg (1997)

- De kan rymma vissa ekologiska processer, till exempel naturliga störningar till vilka arterna är evolutionärt anpassade samt artinteraktioner¹⁷⁹;
- De är mindre sårbara för yttre påverkan. Mindre områden brukar löpa en större risk att drabbas av (1) invasion av arter från omgivningen ('masseffekten'¹⁸⁰) och (2) kanteffekter (se avsnitt 5.1.2 nedan).

Trots att biotopens storlek inte nödvändigtvis spelar en positiv roll för alla arter¹⁸¹ finns det gott om stöd från biogeografen, metapopulationsekologin och empiriska studier om kanteffekter för påståendet att större arealer är positiva för många arter, särskilt de som är specialiserade på naturliknande skogsbiotoper och har en begränsad spridningsförmåga. En nyligen publicerad studie har visat på en minskande förekomst av signalarter bland trädlevande lavar under en 10-års period trots stabila mängder substrat för dessa arter. Minskningarna var särskilt påtagliga i mindre nyckelbiotoper jämfört med större naturreservat¹⁸².

Hittills har det inte funnits några storleksbegränsningar i nyckelbiotopsinventeringen, vare sig vad gäller en minsta eller största areal. En analys av Skogsstyrelsens nyckelbiotopsdatabas och storskogsbrukets data (år 2018) visar att storleken hos enskilda nyckelbiotoper varierar stort, från punktobjekt till områden som täcker över 3 600 hektar. Medelstorleken för svenska nyckelbiotoper är 5,4 hektar, men medianstorleken är bara 1,9 hektar på grund av en skev fördelning med många små och färre stora nyckelbiotoper. Nyckelbiotoper i nordvästra Sverige är i genomsnitt större (medel 11,6 hektar; median 2,8 hektar) än i landet som helhet (medel 5,4 hektar; median 1,9 hektar) (*figur 11*). Även om man håller jämförelsen till den boreala zonen förefaller nordvästsvenska nyckelbiotoper som relativt stora. Nyckelbiotoperna är särskilt stora ovan den fjällnära gränsen, vilket hänger ihop med förekomsten av stora områden med låg mänsklig påverkan i denna del av landet. I nordvästra Sverige kan alltså vissa nyckelbiotoper vara så pass stora att de i sig täcker landskapsavsnitt på flera hundra eller några tusen hektar. Tack vare deras stora areal kan dessa ha en särskilt stor betydelse för floran och faunan.



Figur 11. Medel- och medianstorlek för registrerade nyckelbiotoper i Sverige. Avser privat- och storskogsbrukets marker (totalt 102 320 objekt).

¹⁷⁹ Andrén (1997)

¹⁸⁰ Ås (1999)

¹⁸¹ Fahrig (2017)

¹⁸² Jönsson m.fl. (2017)

Även om det finns många ekologiska fördelar med större nyckelbiotoper är vissa biotyper naturligt små. Det handlar till exempel om biotyper som definieras utifrån topografiska eller hydrologiska företeelser som brukar täcka begränsade arealer (berg- och rasbranter, ravin, liten sprickdal, brink, bäckdråg, källpåverkad mark, m.m.). De riktigt stora nyckelbiotoperna som förekommer i nordvästra Sverige hör snarare till mer utbredda biotyper som barnaturskog, barrskog och myr- och skogsmosaik.

Nyckelbiotopernas storlek kan också ha betydelse för lämpligheten av olika verktyg för naturvärdesbedömningen, t.ex. indikatorarter. Hittills har användningen av signalarter inom skoglig naturvärdesbedömning i Sverige framförallt fokuserat på kryptogamer, kärlväxter och insekter. Fåglar har inte använts som signalarter inom nyckelbiotopsinventeringen, främst på grund av deras stora arealkrav jämfört med medelstorleken för nyckelbiotoperna. Resultaten ovan visar att vissa nyckelbiotoper i nordvästra Sverige är så pass stora att enskilda objekt kan räckas för att täcka resursbehoven för häckande par av fågelarter med högt indikatorvärde, till exempel tretåig hackspett och lavskrika^{183,184}.

5.1.2 Kanteffekter

Mycket av den sentida vetenskapliga litteraturen kring nyckelbiotoper handlar om storlekseffekter, framförallt kopplat till negativa kanteffekter orsakade av avverkning i anslutning till nyckelbiotoperna. Sådana negativa kanteffekter kan uppstå av olika skäl, till exempel förändringar i mikroklimatet på grund av ökad solinstrålning eller vindhastighet, vindfällning av träd som utgör viktiga substrat för epifyter, samt förändrade mellanartsinteraktioner^{185,186}. Nya rön från forskning i svensk boreal skog visar att signalarter bland vedsvampar (inklusive många rödlistade arter) har lägre artrikedom och förekomstfrekvens intill hyggeskanter jämfört med de inre delarna av skogen¹⁸⁷. Denna kanteffekt har visat sig minska med kantens ålder men förväntas finnas kvar i flera årtionden efter avverkning. Observera dock att sådana negativa kanteffekter inte brukar förekomma vid naturliga skogsbryn mot till exempel myrar¹⁸⁸. Modelleringsstudier visar att en större areal och en begränsad mängd avverkning i omgivningarna kan till viss del skydda mot de negativa konsekvenserna av kanteffekterna¹⁸⁹. Forskarna bakom de ovannämnda studierna föreslår användningen av buffertzoner som skulle öka de mindre nyckelbiotopernas effektiva areal och därmed minska risken för potentiella negativa kanteffekter. Detta baseras på principen att andelen av en nyckelbiotop som kan påverkas av kanteffekter minskar med en ökande totalareal, eftersom en större andel av biotopen ligger då längre bort från ytterkanten.

Flera studier har försökt kvantifiera hur långt negativa kanteffekter sträcker sig in i skogen räknat från hyggeskanten. Bredden på denna kantpåverkanszon har visat sig variera beroende på landskapstypen, skogens egenskaper samt studieorganismerna, men flera växtstudier har visat att kantpåverkan kan sträcka sig 50 meter in i skogen eller ännu längre^{190,191,192}. Aune m.fl.¹⁹³ analyserade nyckelbiotopernas sårbarhet för potentiella kanteffekter i Norrbottens län (nedanför den fjällnära gränsen) genom att beräkna den totala arealandelen som ligger

¹⁸³ Roberge & Angelstam (2006)

¹⁸⁴ Versluijs m.fl. (manuskript)

¹⁸⁵ Murcia (1995)

¹⁸⁶ Matlack & Litvaitis (1999)

¹⁸⁷ Ruete m.fl. (2016)

¹⁸⁸ Siitonen m.fl. (2005)

¹⁸⁹ Ruete m.fl. (2017)

¹⁹⁰ Murcia (1995)

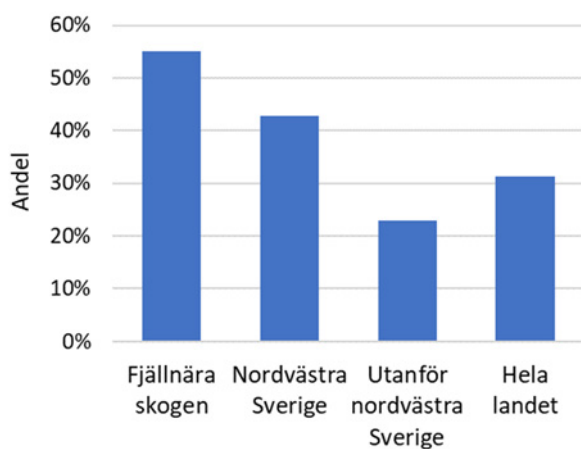
¹⁹¹ Ries m.fl. (2004)

¹⁹² Roberge m.fl. (2011)

¹⁹³ Aune m.fl. (2005)

innanför potentiella kantpåverkanszoner av olika bredder. Resultaten, som baserades på nyckelbiotopsdata från början av 2000-talet, visade att enbart 31 % av nyckelbiotopernas totalareal bestod av 'kärnareal' (det vill säga areal bortom potentiella kanteffekter) om man antar en kantpåverkansdjup på 50 meter. *Figur 12* presenterar samma typ av analys för olika delar av landet, baserat på data från Skogsstyrelsens och storskogsbrukets nyckelbiotopsdatabaser (2018). Av resultaten framgår att 43 % av den sammanlagda nyckelbiotopsarealen i nordvästra Sverige ligger längre bort än 50 meter från nyckelbiotopernas ytterkanter. Detta kan alltså tolkas som kärnarealen som ligger bortom en potentiell kantpåverkanszon på 50 meter. Den fjällnära delen av nordvästra Sverige uppvisar en särskilt stor andel kärnareal (55 %). Andelen kärnareal i nordvästsvenska nyckelbiotoper är mycket högre än i övriga delar av landet (23 %).

Här ska man dock påpeka att dessa analyser ger en förenklad bild av verkligheten. För det första är arter knutna till olika biototyper olika känsliga för kanteffekter. I den här analysen har ingen skillnad gjorts mellan till exempel fuktiga grandominerade biototyper som hyser många fuktighets- och skuggberoende arter och vissa torra tallmiljöer där flera rödlistade arter faktiskt gynnas av en ökad solexponering. För det andra tar inte analyserna hänsyn till förekomsten av naturliga kanter och bryn mot till exempel myrar, sjöar och vattendrag. Trots dessa farhågor tyder resultaten på att den stora arealen hos många nordvästsvenska nyckelbiotoper kan bidra till att dessa områden får en stor betydelse för skogens växt- och djurarter som är känsliga för kanteffekter.



Figur 12. Andel av den sammanlagda nyckelbiotopsarealen som ligger längre bort än 50 meter från nyckelbiotopernas ytterkanter för olika delar av landet. Observera att denna andel korrelerar starkt med nyckelbiotopernas medelstorlek.

Ytterligare en aspekt att beakta i produktionslandskap, där det bedrivs trakthyggesbruk, är skogsobjektets form. En stor areal hos det enskilda objektet är en klar fördel för att minimera potentiella kanteffekter, men objektets form kan också spela en viktig roll, speciellt vid små arealer. Den form som ger störst andel kärnareal för en viss totalareal är cirkeln. I avlånga eller flikiga objekt ligger däremot en stor del av ytan nära kanterna.

5.2 Biotopens interna egenskaper: död ved som kritisk resurs för många arter

Biotopens interna egenskaper (struktur, artförekomster, fysiska miljön och historik) är avgörande för dess naturvårdsbetydelse och utgör kärnan i dagens metod för inventering av nyckelbiotoper. En granskning av alla mått och indikatorer som används för bedömningen av objektets naturvärde utifrån dess interna egenskaper skulle innebära ett gigantiskt vetenskapligt arbete som omöjligt kan rymmas inom ramen för den här rapporten. I dagsläget kan vi i alla fall konstatera att de flesta naturvärdesindikatorer som är tillämpliga i boreala biotop typer också är relevanta i nordvästra Sverige. Listan över sådana indikatorer är lång och innefattar bland annat naturvärdesträd, död ved, träd- och lågakontinuitet, signalarter, flerskiktighet, olikåldrighet, senvuxenhet, självgallring, luckdynamik, brandpåverkan, hänslavabundans, geomorfologiska strukturer och hydrologiska egenskaper. För de flesta av dessa indikatorer finns det vetenskaplig kunskap som styrker antagandet att de bidrar till biotopens betydelse för florin och faunan. Däremot finns det begränsat med kunskap om de kvantitativa sambanden mellan indikatorernas mängd/frekvens och rödlistade arters förekomst. Ännu mindre kunskap finns om huruvida dessa kvantitativa samband varierar mellan olika regioner och är tillämpbara i nordvästra Sverige.

Den mest beforskade strukturella indikatorn för naturvärdesbedömning i boreal skog är förmodligen död ved. Dödvedssubstrat utgör en kritisk resurs för många arter i vitt åtskilda biotop typer. Resten av detta avsnitt behandlar kunskapen om sambandet mellan mängden död ved och skogslevande arter med särskild fokus på förhållandena i nordvästra Sverige. Liknande sammanställningar bör i framtiden också göras för andra indikatorer, men i vissa fall kommer det inte att bli möjligt förrän det vetenskapliga kunskapsunderlaget har vuxit.

Av de ca 25 000 flercelliga arter som finns i Sveriges skogar är minst 6 500 beroende av död ved¹⁹⁴. Bland de 1 826 rödlistade arter för vilka skogen utgör en viktig livsmiljö lever 750 på eller i död ved. Den döda vedens betydelse för florin och faunan har varit känd sedan länge och forskning om död ved har pågått i flera årtionden i Fennoskandien. Ett stort antal vetenskapliga publikationer innehåller data om dödvedsmängder i olika typer av skogsekosystem. För att kunna bedöma hur den döda veden bidrar till ett objekts naturvårdsbetydelse är det viktigt att ha kunskap om naturliga dödvedsmängder i den aktuella regionen.

Av särskilt intresse för arbetet i nordvästra Sverige är att sammanställa kunskap om mängden död ved i naturskog som tillhör den nordligt boreala zonen, det vill säga den vegetationszon som täcker merparten av området. *Tabell 9* visar en sammanställning av studier där man har mätt volymen död ved i naturskog i Fennoskandiens nordligt boreala zon. På grund av skillnader i produktivitet och naturlig dynamik presenteras uppgifterna separat för olika skogstyper utifrån trädslagsblandning och markvegetation. Volymerna av all död ved ligger främst i intervallet 20–80 m³/ha, med ett medelvärde kring cirka 50 m³/ha. De lägsta volymerna ligger kring 10–20 m³/ha och har uppmätts i studier genomförda i mycket nordliga eller fjällnära trakter. Vedvolymerna i nordligt boreal skog är alltså generellt lägre än de 60–120 m³/ha som har uppmätts i de flesta studierna genomförda i mellanboreal eller sydligt boreal skog¹⁹⁵.

Det kan verka förvånande att dödvedsvolymerna som observerats i norr är i genomsnitt lägre än dem i sydligare boreala skogar, eftersom man skulle kunna förvänta sig en långsammare

¹⁹⁴ Sandström m.fl. (2015)

¹⁹⁵ Siitonen (2001)

nedbrytning av den döda veden i norr. De lägre volymerna i norr beror troligen på det faktum att de nordligt boreala skogarna innehåller (i genomsnitt) mindre volym av levande träd, vilket begränsar möjligheterna för en stor produktion av död ved. Därför kan det vara intressant att även undersöka *andelen* död ved av den totala trädvolymen (levande + död). Resultat från en tidigare genomgång av vedmängder i naturskog¹⁹⁵ visar att den döda veden utgör 18–40 % (medel 28 %) av totalvolymen i grandominerad boreal skog och 18–37 % (medel 25 %) i talldominerad skog. Det fanns inga tecken på förekomst av någon nord-sydlig gradient i dessa andelar. Andelarna och volymerna av död ved i den nordligt boreala zonen verkar inte uppvisa några större skillnader mellan gran- och talldominerad naturskog (se Siitonens¹⁹⁵ genomgång och *tabell 9*). Däremot skiljer sig fördelningen mellan stående och liggande död ved: i talldominerad naturskog förekommer ungefär 41 % av den döda veden i form av stående döda träd, jämfört med cirka 24 % i grandominerad naturskog. I lövrik successionsskog ligger denna andel kring cirka 28 %.

Tabell 9. Dödvedsmängder i naturskog i Fennoskandiens nordligt boreala zon. Uppgifterna är inhämtade från Siitonens¹⁹⁶ genomgång från år 2001 samt vetenskapliga artiklar som har publicerats sedan dess.

<i>Land</i>	<i>Höjd över havet (m)</i>	<i>Antal bestånd/ ytor</i>	<i>Skogens ålder (år)</i>	<i>Markfukt/-vegetation</i>	<i>Minsta diameter (cm)</i>	<i>Stående död ved (m³/ha)</i>	<i>Liggande död ved (m³/ha)</i>	<i>Summa död ved (m³/ha)</i>	<i>Källa</i>
<i>Grandominerad naturskog, gammal</i>									
Sverige (Västerbotten)	420-700	32	~500	Frisk	5	7	72	79	Linder (1986)
Sverige (Västerbotten)	450	1	140	Frisk	10	18	40	58	Linder m.fl. (1997)
Sverige (Västerbotten)	340	1	151	Frisk	10	24	48	72	Linder m.fl. (1997)
Sverige (Västerbotten)	550	1	176	Frisk	10	12	59	71	Linder m.fl. (1997)
Sverige (Västerbotten)	550-580	1	>300	Frisk/örtrik	10	16	31-45	47-61	Edman och Jonsson (2001), Edman m.fl. (2007)
Sverige (Norrbotten)	~250	29	~500	Frisk	15	0,5-13	17-65	39	Jonsson (2000) ^a
Sverige (Norrbotten)	–	46	150-200	Fuktig till frisk	10	–	48 (8-117)	–	Berglund & Jonsson (2001) ^a
Sverige (Norrbotten)	290	1	245	Frisk	10	31	34	65	Linder m.fl. (1997)
Norra Finland	217-386	150	–	–	10	10	24	35	Ylläsjarvi & Kuuluvainen (2009)
Norra Finland	270-355	5	~300	Frisk	5	15	37	51	Sippola m.fl. (2001)
Norra Finland	100-300	8	180-195	Frisk	1	5	47	52	Sirén (1955) i Siitonen (2001)
Norra Finland	100-300	8	240-270	Frisk	1	15	115	130	Sirén (1955) i Siitonen (2001)
Norra Finland	160	1	~500	Frisk	5	–	–	32	Siitonen (1994)
Norra Finland	275-380	5	~500	Frisk	1	6	13	19	Sippola m.fl. (1998) ^b
Norra Finland	270-350	4	~500	Örtrik	1	13	47	60	Sippola m.fl. (1998, 2002) ^b
Norra Finland	–	6	–	Frisk	1	5	22	28	Sippola m.fl. (2002) ^b
Norra Finland	–	5	Flera hundra	Frisk	10	8	23	31	Aakala (2010)
Norra Finland	–	5	>300	–	10	16	36	53	Ylisirmiö m.fl. (2012)
Norra Finland	245-325	174	~150-500	Frisk	5	19	57	77	Kumpulainen & Veteläinen (2000) i Siitonen (2001)
Nordvästra Ryssland	–	5	300	–	10	6	37	43	Ylisirmiö m.fl. (2012)
Nordvästra Ryssland	–	4	100-140	Frisk	5	14	22	36	Lilja m.fl. (2006)
Nordvästra Ryssland	–	10	180-230	Frisk	5	13	32	45	Lilja m.fl. (2006)
Nordvästra Ryssland	–	6	>280	Frisk	5	12	47	59	Lilja m.fl. (2006)
Nordvästra Ryssland	–	5	~320	Frisk	10	7	30	37	Aakala (2010)
<i>Talldominerad naturskog, gammal</i>									
Sverige (Norrbotten)	285	1	270	Frisk	10	35	31	66	Linder m.fl. (1997)
Sverige (Norrbotten)	450-550	1	100-400	Torr	5	8	11	20 ^a	Josefsson m.fl. (2010a) ^c
Norra Finland	217-386	51	–	–	10	15	13	29	Ylläsjarvi och Kuuluvainen (2009)
Norra Finland	245-325	27	~150-500	Halvtorr-frisk	5	35	62	97	Kumpulainen & Veteläinen (2000) i Siitonen (2001)

¹⁹⁶ Siitonen (2001)

Norra Finland	245-325	33	~150-500	Halvtorr	5	32	79	111	Kumpulainen & Veteläinen (2000) i Siitonen (2001)
Norra Finland	150-335	20	~200-350	Frisk-torr	1	7	12	19	Sippola m.fl. (1998) ^b
Norra Finland	–	9	–	Torr-halvtorr	1	6	10	16	Sippola m.fl. (2002) ^b
<i>Lövdominerad eller lövblandad successionsnaturskog</i>									
Sverige (Västerbotten)	560	1	108	Frisk	10	12	16	28	Linder m.fl. (1997)
Sverige (Västerbotten)	550	19	~130	Frisk	5	12	35	47	Linder (1986)
Norra Finland	217-386	21	–	–	10	4	9	13	Ylläsjärvi & Kuuluvainen (2009)
Norra Finland	100-300	8	80-104	Frisk	1	3	60	63	Sirén (1955) i Siitonen (2001)
Norra Finland	100-300	11	125-150	Frisk	1	4-7	19-38	23-45	Sirén (1955) i Siitonen (2001)
Nordvästra Ryssland	–	3	~15	–	10	58	39	98	Ylisirmiö m.fl. (2012)
Nordvästra Ryssland	–	3	~70	–	10	1	21	23	Ylisirmiö m.fl. (2012)
Nordvästra Ryssland	–	3	~100-150	–	10	11	16	28	Ylisirmiö m.fl. (2012)

^a Jonsson (2000) och Berglund & Jonsson (2001) är genomförda i samma studieområde men omfattar olika antal bestånd.

^b Sippola m.fl. (1998) och Sippola m.fl. (2002) bygger troligen delvis på samma material.

^c Viss historisk påverkan genom traditionell samisk markanvändning

En del av forskningen kring död ved har syftat till att kvantifiera effekterna av olika substratmängder på olika arter. Allmänt sett kan man säga att ju mer av en kritisk resurs det finns för en population, desto fler individer kan området härbärgera, vilket leder till en högre sannolikhet för att populationen ska överleva på längre sikt. Som ett resultat framgår ett positivt samband mellan dödvedsmängden och antalet vedlevande arter i boreal skog. Däremot finns en del variation mellan studier vad gäller de olika mått som använts och relationen till arternas förekomst. Till exempel har en studie i östra Finlands och västra Rysslands mellanboreala skog visat att artrikedomen av vanliga vedsvamparter förklaras bäst av antalet lågor, medan artrikedomen av rödlistade vedsvampar förklaras bäst av den totala volymen lågor¹⁹⁷.

En kärnfråga för den praktiska naturvården är hur mycket död ved som behövs för att kunna bevara vedlevande rödlistade arter. Forskarvärlden kommer troligen aldrig att uppnå enighet kring hur mycket död ved av olika kvaliteter som krävs för att bevara hela artmångfalden i den boreala skogen. För att kunna komma vidare i naturvårdsarbete kommer det att krävas en viss grad av generalisering¹⁹⁸. Ett sätt är att undersöka förekomsten av tröskelvärden för arters krav på mängden död ved. (Observera att den här diskussionen handlar om tröskelvärden på beståndsnivån, till skillnad från *avsnitt 4.2* ovan som avser landskapsnivån.)

De flesta forskare är överens om att det finns tröskelvärden med avseende på enskilda specialiserade arters krav på vedmängd. Däremot har det argumenterats att det inte finns några tydliga tröskelvärden som skulle gälla för hela artsamhället kopplat till en viss substrattyp, eftersom olika arters kvantitativa krav är spridda över en stor spann av värden^{199,200,201}. Vissa arter har exempelvis visat sig förekomma enbart i områden med extremt mycket död ved (till exempel större barkplattbagge *Pytho kolwensis* i Finland²⁰²). Flera av farhågorna kring användningen av generiska tröskelvärden för mängden habitat i landskapet (se *avsnitt 4.2.4* ovan) gäller även för mängden substrat på beståndsnivå. Troligen finns det inga "sanna" tröskelvärden på artsamhällsnivå som direkt kan översättas till minimikrav för död ved. Däremot kan kvantitativa resultat från empiriska studier kan ge en fingervisning kring storleksordningen för de dödvedsmängder som behövs för olika arter.

Utifrån en genomgång av litteraturen kom Müller och Bütler²⁰³ fram till att de flesta tröskelvärden för död ved i boreal barrskog ligger i intervallet 20–30 m³/ha. *Tabell 10* sammanfattar resultaten från empiriska studier av arters kvantitativa krav för död ved i Europas boreala skogar. Av dessa studier är enbart en (Ylisirniö m.fl.²⁰⁴) helt begränsad till nordligt boreal skog. Denna studie, som genomfördes mestadels i nordfinska nyckelbiotoper, visade att antalet arter och observationer av rödlistade och signalarter bland vedsvampar ökade upp till cirka 20 m³/ha lågor. Utifrån en genomgång av litteraturen om vedsvampar föreslog Junninen & Komonen²⁰⁵ '20/20/20-tumregeln' för bevarandet av vedsvampsmångfalden. Denna tumregel går ut på att se till att det finns bestånd som är minst 20 hektar

¹⁹⁷ Hottala m.fl. (2009)

¹⁹⁸ De Jong m.fl. (2004)

¹⁹⁹ Ranius (2005)

²⁰⁰ Ranius & Fahrig (2006)

²⁰¹ Ranius & Jonsson (2007)

²⁰² Siitonen & Saaristo (2000)

²⁰³ Müller & Bütler (2010)

²⁰⁴ Ylisirniö m.fl. (2016)

²⁰⁵ Junninen & Komonen (2011)

stora och innehåller minst 20 m³/ha död ved varav en stor andel består av lågor med diameter >20 cm. På liknande sätt föreslog de Jong & Almstedt²⁰⁶ att skogsbiotoper med ≥ 20 m³/ha död ved utgör bra miljöer för de flesta vedlevande arterna. För att tillfredsställa de allra mest krävande arterna kan det däremot behövas mycket större mängder död ved²⁰⁰.

²⁰⁶ de Jong & Almstedt (2005)

Tabell 10. Relation mellan mängden död ved och arters förekomst i Europas boreala skogar. Observera att enbart Ylisirniö m.fl.:s studie är helt genomförd inom den nordligt boreala zonen. Studier begränsade till den boreonemorala zonen eller den nemorala zonen har inte tagits med i denna sammanställning.

<i>Källa</i>	<i>Region</i>	<i>Organismgrupp eller art</i>	<i>Relation till vedmängd</i>
Bader m.fl. (1995)	Sverige (mellanboreal)	Vedsvampar	Gradvis linjär ökning av totalantalet arter och antalet hotade arter med ökande antal lågor/ha (spann ca 22–150 lågor/ha)
Penttilä m.fl. (2004)	Finland (övergång mellan sydligt boreal och mellanboreal)	Vedsvampar	Hotade arter hittades enbart i lokaler med >20 m ³ /ha död ved eller >50 döda träd/ha; större antal hotade arter enbart i lokaler med >100 m ³ /ha död ved
Ylisirniö m.fl. (2016)	Finland och nordvästra Ryssland (nordligt boreal)	Vedsvampar	Antalet arter och observationer av rödlistade och signalarter ökade upp till 20 m ³ /ha lågor
Nordén m.fl. (2018)	Norge, Sverige, Finland (nordligt, mellan och sydligt boreal, också boreonemoral)	Vedsvampar	Indikatorarter börjar bli tillräckligt abundanta för att påverka vanliga arter när det finns >29 m ³ /ha gränslågor
Martikainen m.fl. (2000) och de Jong m.fl. (2004)	Finland (övergång mellan sydligt boreal och mellanboreal)	Vedskalbaggar	Antalet arter av vedskalbaggar börjar plana ut när mängden död ved överstiger ca 20 m ³ /ha, men ökar fortfarande vid vedmängder >60 m ³ /ha
Bütler m.fl. (2004)	Mellansverige (främst sydligt boreala, delvis också boreonemoral)	Tretåig hackspett	>0,5 m ² /ha stående död ved (grundyta) ger mycket hög förekomstsannolikhet
Roberge m.fl. (2008)	Mellansverige (främst sydligt boreala, delvis också boreonemoral)	Tretåig hackspett	>1 m ² /ha stående död ved (grundyta) ger mycket hög förekomstsannolikhet

En studie som genomfördes för drygt 10 år sedan visade att nyckelbiotoper på privat mark innehöll cirka 20 m³/ha död ved i genomsnitt på nationell nivå²⁰⁷, vilket är i närheten av många de generiska riktvärden som föreslagits (se ovan). Nyckelbiotoperna var alltså rikare på död ved än brukade skogsbestånd av liknande ålder (cirka 9–12 m³/ha), men innehöll mindre död ved än naturskogar. För att vidare utforska dödvedsmängder i nyckelbiotoper har en ny analys genomförts baserat på de 477 UBM-objekten som hittills inventerats på marker som tillhör alla ägarkategorier. Den visar att den genomsnittliga dödvedsvolymen är 30 m³/ha (standardavvikelse 24 m³/ha) i nordvästra Sverige och cirka 28 m³/ha (standardavvikelse 27 m³/ha) i övriga landet. Trots sämre grundläggande ekologiska förutsättningar för ackumulering av stora dödvedsvolymer i nordväst (se ovan) är dödvedsmängderna alltså minst lika stora där som i resten av landet, vilket indikerar ett högt värde av dessa nyckelbiotoper för många vedberoende rödlistade arter.

Sammanställningarna ovan fokuserar på mängden död ved, som är det mest beforskade måttet i sammanhanget. Forskningen visar däremot att kvaliteten på den döda veden också spelar en stor roll²⁰⁸. Exempel på viktiga egenskaper är trädart samt vedsubstratens grovlek, nedbrytningsstadium och solexponering. Stora lågor i äldre nedbrytningsstadier är speciellt viktiga för många rödlistade arter^{209,210}. Trots att det i de flesta fall finns en tydlig korrelation mellan mängden död ved och mångfalden av vedtyper²¹¹ är det viktigt att särskilja viktiga vedkvaliteter när man bedömer naturvärden i ett skogsområde.

Till slut ska betonas att död ved bara utgör en av ett stort antal interna egenskaper som kan bidra till ett skogsområdes naturvårdsbetydelse. Död ved är inte alltid en förutsättning för att ett område ha stor betydelse för floran och faunan; vissa dödvedsfattiga biotoper kan hysa mycket höga naturvärden kopplade till andra företeelser (till exempel kalkpåverkan, marklevande svampar, levande naturvärdesträd).

Sammanfattning: På den rumsliga skalan som motsvarar ett enskilt skogsobjekt påverkas naturvårdsbetydelsen av en mängd olika faktorer. Det handlar både om objektets storlek och form, samt om dess interna egenskaper. Generellt sett påverkas naturvårdsbetydelsen positivt av objektets storlek. En viktig process i sammanhanget är kanteffekter vid avverkning av intilliggande skog, som kan hota många nyckelbiotopers långsiktiga funktion. Större nyckelbiotoper är mindre sårbara för sådana kanteffekter. Den större arealen hos många enskilda nyckelbiotoper i nordväst – särskilt ovan den fjällnära gränsen – kan därmed ge bättre förutsättningar för det långsiktiga bevarandet av floran och faunan.

Bedömningen av objektets interna egenskaper har utgjort kärnan i nyckelbiotopsmetoden ända sedan nyckelbiotopsbegreppet infördes i svensk naturvård. Det finns vetenskaplig kunskap som styrker antagandet att de olika indikatorer som används i dagens inventeringsmetod är positivt kopplade till biotopens naturvårdsbetydelse. Däremot finns begränsat med kunskap om de kvantitativa sambanden mellan indikatorernas mängd/tillstånd och rödlistade arters förekomst. Ännu mindre kunskap finns om huruvida dessa kvantitativa

²⁰⁷ Jönsson & Jonsson (2007)

²⁰⁸ Stokland m.fl. (2012)

²⁰⁹ Siitonen (2001)

²¹⁰ Sippola m.fl. (2004)

²¹¹ Müller & Bütler (2010)

samband varierar mellan olika regioner och är tillämpbara i nordvästra Sverige. Den bäst studerade strukturella indikatorn är död ved. Forskning genomförd i naturskog indikerar att dödvedsmängderna kan av ekologiska skäl förväntas vara mindre i nordväst än i övriga landet. Trots detta visar preliminära resultat från detaljerade dödvedsinventeringar i nyckelbiotoper att vedmängderna är i genomsnitt ungefär lika stora i nyckelbiotoper som ligger i nordväst som i resten av landet. Dessa mängder är något högre än många av de riktvärden som har föreslagits inom den skogliga naturvården. Detta indikerar goda förutsättningar för en stor naturvårdsbetydelse ur de vedberoende arternas perspektiv, men det är också viktigt att beakta den döda vedens kvalitet. Liknande sammanställningar bör göras för andra strukturer, vilket i flera fall kommer att kräva en utökning av forskningsunderlaget för nordvästliga skogar.

6 Slutsatser: Kunskapsläget och framtiden

Den fennoskandivaniska boreala skogen är förmodligen den region i hela världen där det har bedrivits mest skoglig naturvårdsekologisk forskning. Detta beror på en rad olika faktorer, som till exempel en lång tradition av naturstudier som sträcker sig tillbaka till Carl von Linné, miljöpolicyer som förutsätter kunskap om skogsbrukets och naturvårdsåtgärders påverkan på skogsekosystemen, samt en ekonomisk välfärd som möjliggjort satsningar inom forskning och utveckling. Kanske på grund av universitetsstädernas och forskningsinstitutens geografiska lokalisering har det mesta av den svenska skogsekologiska fältforskningen bedrivits i Norrlands kustnära delar samt i Svealand och Götaland. Ändå visar forskningsreferenserna i denna rapport att ett betydande antal studier har genomförts i nordvästra Sveriges alla delregioner. I många fall var det just områdets speciella egenskaper (främst de nordboreala förhållandena och den låga graden av mänsklig påverkan) som gjorde regionen intressant ur ett vetenskapligt perspektiv. De vetenskapliga genomgångarna i denna rapport visar också på relevansen av studier genomförda i övriga delar av den fennoskandinaviska nordligt boreala zonen (till exempel norra Finland och nordvästra Ryssland) samt i mellan- och sydligt boreal skog. Denna svenska och utländska fältforskning, tillsammans med teorier inom ekologi och biogeografi och analyser av tillgängliga dataset, erbjuder viktig kunskap för naturvårdsarbetet i nordvästra Sverige.

Sammantaget visar denna genomgång att den vetenskapliga kunskapen som är av betydelse för uttolkningen och tillämpningen av nyckelbiotopsbegreppet i nordvästra Sverige finns på olika rumsliga nivåer. Ända sedan början har nyckelbiotopsbegreppet grundat sig i den ekologiska vetenskapen kring de faktorer som styr en biotops naturvårdsbetydelse²¹². Den kunskap som låg till grund för införandet av nyckelbiotopsbegreppet för mer än 25 år sedan var främst begränsad till den rumsliga nivån som omfattar själva biotopen. I det här uppdraget – som fokuserar på nordvästra Sverige – ingick att beakta både lokala och regionala förutsättningar. Det mesta av forskningen som ligger bakom den här sammanställningen har genomförts och publicerats från mitten av 1990-talet och framåt, det vill säga efter det ursprungliga införandet av nyckelbiotopsbegreppet i svensk naturvård. Sedan dess har landskapsekologins, metapopulationsekologins och naturvårdsbiologins framfart bidragit med stora mängder värdefull kunskap som har påverkat den skogliga naturvården i Sverige och utomlands. Denna kunskap kan också bidra till den pågående vidareutvecklingen av nyckelbiotopsinventeringen. Den kan inte ge ett färdigt och generellt applicerbart svar på vad som är *”mycket stor betydelse för skogens flora och fauna”*, men den kan utan tvekan ge vägledning kring nyckelaspekter som ska beaktas i bedömningen, samt bistå bedömningsprocessen med information om hur dessa faktorer och egenskaper varierar på olika rumsliga skalor.

Här är det viktigt att komma ihåg att denna rapport fokuserar främst på barrskogsmiljöer som kan täcka relativt stora områden i nordvästra Sverige (till exempel biototyperna barrskog, barnaturskog och lövrik barnaturskog).

²¹² Nitare & Norén (1992)

Bedömningen av småskaliga biotyper med stark koppling till topografi eller hydrologi (till exempel sprickdal, kanjondal, källpåverkad mark) eller med små reliktförekomster av särskilt sällsynta arter kan kräva andra angreppssätt.

Trots den stora mängden tillgängliga forskningsresultat föreligger fortfarande betydande kunskapsbrister inom området. För det första finns ett behov för mer detaljerad kunskap om hur naturvårdsekologiska förutsättningar av betydelse för tillämpningen av nyckelbiotopsbegreppet varierar rumsligt inom nordvästra Sverige. För det andra är vissa organismgrupper underrepresenterade i den relevanta landskapsekologiska forskningen. Fåglar och till viss del insekter tenderar att dominera litteraturen, trots betydelsen av landskapsekologiska processer också för växter och svampar^{213,214}. För det tredje bygger många av slutsatserna i denna rapport på antaganden som baseras på allmän teori och modeller. Även om antalet relevanta empiriska studier har ökat under de senaste årtionden finns det ett stort behov att pröva vissa teorier och modeller i fält. Detta gäller inte minst modellerna som beskriver hur ett objekts naturvårdsbetydelse påverkas av landskapsomgivningen. För att bättre förstå hur olika skogsobjekt kan bidra till bevarandet av den biologiska mångfalden finns det ett behov att undersöka validiteten av dessa modeller i boreala skogslandskap och koppla samman denna kunskap med den som finns på de övriga rumsliga nivåerna.

²¹³ Snäll m.fl. (2004)

²¹⁴ Nordén m.fl. (2018)

7 Ordförklaringar

Artinvandringskredit: Antalet arter som förväntas vandra in i ett område som en följd av en tidigare händelse.

Artsamhälle: Grupp av populationer som tillhör olika arter och som finns i samma geografiskt område vid en viss tidpunkt.

Artstock: Alla tillgängliga arter inom ett större geografiskt område som potentiellt kan kolonisera en lokal.

Biogeografi: Läran om arters och ekosystems utbredning över diverse geografiska skalor och långa tidsperspektiv.

Biotop: Enhetligt fysiskt område där ett visst växt- och djursamhälle hör hemma.

Biotopfläck: Enhetligt fysiskt område där ett visst växt- och djursamhälle hör hemma och som skiljer sig från sin omgivning.

Biotoptyp: En sorts biotop där ett visst växt- och djursamhälle hör hemma. (Ska inte förväxlas med 'biotop', som avser ett fysiskt område.)

Habitat: Livsmiljön för en enskild art. På engelska används ordet 'habitat' också för att benämna 'biotop'.

Habitatfläck: Enhetligt område som utgör livsmiljö för en art och som skiljer sig från sin omgivning.

Habitatklassad skog: Skog som uppfyller ett antal naturlighetskrav enligt rapporteringen i samband med artikel 17 i EU:s art- och habitatdirektiv.

Jaccardkoefficient: Statistiskt index som används för att jämföra likhetsgraden mellan olika uppsättningar av grupper.

Klimatrefugium: Område där arter förväntas kunna fortleva i ett förändrat klimat.

Konnektivitet: Möjligheten till spridning för organismer och materia i landskapet.

Kontinuitetsskog: Skog som har naturvärden vars förekomst förklaras av att de under lång tid funnits lämpliga skogsmiljöer och substrat i just denna skog eller i dess närhet.

Korridor: Avlångt område som binder samman habitat eller biotoper i landskapet.

Landskap: Ett område som är rumsligt heterogent vad gäller minst en egenskap av intresse. Inom landskapsekologin finns ingen nedre storleksgräns, men i

skogliga sammanhang handlar det oftast om områden som täcker mellan några hundratals och flera hundratusentals hektar.

Makroekologi: Gren inom ekologi som behandlar sambandet mellan levande organismer och deras livsmiljöer på stora rumsliga och tidsmässiga skalor.

Matrix: Den del av landskapet som inte utgör habitat för arten i fokus eller som inte täcks av den biotoptypen som är av intresse.

Metapopulation: System av lokala populationer som är rumsligt åtskilda.

Naturvårdsbetydelse: Betydelse för det långsiktiga bevarandet av skogens flora och fauna.

Nyckelbiotop: Skogsområde som från en samlad bedömning av biotopens struktur, artinnehåll, historik och fysiska miljö idag har mycket stor betydelse för skogens flora och fauna. Där finns eller kan förväntas finnas rödlistade arter.

Population: Grupp individer av en art som finns inom ett visst område vid en viss tid.

Randpopulation: Population som finns nära yttergränsen för artens utbredningsområde.

Rödlistad art: Art som utifrån bedömd utdöenderisk i landet är upptagen i en lista framtagen av ArtDatabanken och fastställd av Naturvårdsverket. Rödlistan är indelad i följande kategorier: utdöd (EX), nationellt utdöd (RE), akut hotad (CR), starkt hotad (EN), sårbar (VU), nära hotad (NT) och kunskapsbrist (DD).

Signalarter: Arter som indikerar miljöer med höga naturvärden.

Utdöendeskuld: Antalet arter som förväntas dö ut från ett område som en följd av en tidigare händelse.

Värderakt: Landskapsavsnitt med särskilt höga ekologiska bevarandevärden.

Litteraturförteckning

Internetkällor presenteras i en separat lista efter litteraturförteckningen.

- Aakala, T. 2010. Coarse woody debris in late-successional *Picea abies* forests in northern Europe: variability in quantities and models of decay class dynamics. *Forest Ecology and Management* 260: 770-779.
- Ahti, T., Hämet-Ahti, L., Jalas, J. 1968. Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. *Annales Botanici Fennici* 5: 169-211.
- Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 355-366.
- Andrén, H. 1996. Population responses to habitat fragmentation: statistical power and the random sample hypothesis. *Oikos* 76: 235-242.
- Andrén, H. 1997. Habitat fragmentation and changes in biodiversity. *Ecological Bulletins* 46: 171-181.
- Angelstam, P. 1997. Landscape analysis as a tool for the scientific management of biodiversity. *Ecological Bulletins* 46: 140-170.
- Angelstam, P. 2004a. Landskapet styr orren. Sid. 177-182 i: Jansson, G., Seiler, C., Andrén, H. (red.) *Skogsvilt II: vilt och landskap i förändring*. Grimsö forskningsstation, inst. för naturvårdsbiologi, SLU.
- Angelstam, P. 2004b. Habitat thresholds and effects of forest landscape change on the distribution and abundance of black grouse and capercaillie. *Ecological Bulletins* 51: 173-187.
- Angelstam, P., Andersson, L. 1997. I vilken omfattning behöver arealen skyddad skog i Sverige utökas för att biologisk mångfald skall bevaras? Bilaga 4 till SOU 1997:98.
- Angelstam, P., Andersson, L. 2001. Estimates of the needs for forest reserves in Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* suppl. 3: 38-51.
- Angelstam, P., Kuuluvainen, T. 2004. Boreal forest disturbance regimes, successional dynamics and landscape structures – a European perspective. *Ecological Bulletins* 51: 117-136.
- Angelstam, P., Mikusiński, G., Fridman, J. 2004a. Natural forest remnants and transport infrastructure: does history matter for biodiversity conservation planning? *Ecological Bulletins* 51: 149-162.
- Angelstam, P., Roberge, J.-M., Löhmus, A., Bergmanis, M., Brazaitis, G., Dönz-Breuss, M., Edenius, L., Kosiński, Z., Kurlavičius, P., Lärmanis, V., Lūkins, M., Mikusiński, G., Račinskis, E., Strazds, M., Tryjanowski, P. 2004b. Habitat modelling as a tool for landscape-scale conservation – a review of parameters for focal forest birds. *Ecological Bulletins* 51: 427-453.

- Angelstam, P., Jonsson, B.G., Törnblom, J., Axelsson, R., Andersson, K., Roberge, J.-M. 2010. Landskapsansats för bevarande av skoglig biologisk mångfald: en uppföljning av 1997 års regionala bristanalys, och om behovet av samverkan mellan aktörer. Rapport 4-2010, Skogsstyrelsen.
- Appelqvist, T. 2005. Naturvårdsbiologisk forskning: underlag för områdesskydd i skogslandskapet. Rapport 5452, Naturvårdsverket.
- Aune, K., Jonsson, B.G., Moen, J. 2005. Isolation and edge effects among woodland key habitats in Sweden: is forest policy promoting fragmentation? *Biological Conservation* 124: 89-95.
- Bader, P., Jansson, S., Jonsson, B.G. 1995. Wood-inhabiting fungi and substratum decline in selectively logged boreal spruce forests. *Biological Conservation* 72: 355-362.
- Berg, A., Östlund, L., Moen, J., Olofsson, J. 2008. A century of logging and forestry in a reindeer herding area in northern Sweden. *Forest Ecology and Management* 256: 1009-1020.
- Berglund, H., Jonsson, B.G. 2001. Predictability of plant and fungal species richness of old-growth boreal forest islands. *Journal of Vegetation Science* 12: 857-866.
- Berglund, H., Jonsson, B.G. 2003. Nested plant and fungal communities; the importance of area and habitat quality in maximizing species capture in boreal old-growth forests. *Biological Conservation* 112: 319-328.
- Berglund, H., Jonsson, B.G. 2008. Assessing the extinction vulnerability of wood-inhabiting fungal species in fragmented northern Swedish boreal forests. *Biological Conservation* 141: 3029-3039.
- Betts, M.G., Villard, M.-A. 2009. Landscape thresholds in species occurrence as quantitative targets in forest management: generality in space and time? *Sid.* 185-206 i: Villard, M.-A., Jonsson, B.G. (red.) *Setting conservation targets for managed forest landscapes*. Cambridge University Press.
- Bovin, M., Elcim, E., Wennberg, S. 2017. Landskapsanalys av skogliga värdekärnor i boreal region. Metria AB på uppdrag av Naturvårdsverket.
- Brotons, L., Mönkkönen, M., Huhta, E., Nikula, A., Rajasärkkä, A. 2003. Effects of landscape structure and forest reserve location on old-growth forest bird species in Northern Finland. *Landscape Ecology* 18: 377-393.
- Brown, J.H., Maurer, B.A. 1989. Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science* 243: 1145-1150.
- Bütler, R., Angelstam, P., Schlaepfer, R. 2004. Quantitative snag targets for the three-toed woodpecker *Picoides tridactylus*. *Ecological Bulletins* 51: 219-232.
- Caley, M.J., Schluter, D. 1997. The relationship between local and regional diversity. *Ecology* 78: 70-80.
- Carlson, A. 2000. The effect of habitat loss on a deciduous forest specialist species: the white-backed woodpecker (*Dendrocopos leucotos*). *Forest Ecology and Management* 131: 215-221.

- Claesson, S. 2018. Nulägesbeskrivning av nordvästra Sverige - kunskapsunderlag. Rapport 2018/10, Skogsstyrelsen.
- Claesson, S., Duvemo, K., Lundström, A., Wikberg, P.-E. 2015. Skogliga konsekvensanalyser 2015 – SKA 15. Rapport 10-2015, Skogsstyrelsen.
- Colwell, R.K., Rahbek, C., Gotelli, N.J. 2004. The mid-domain effect and species richness patterns: what have we learned so far? *American Naturalist* 163: E1-23.
- De Jong, J., Dahlberg, A., Stokland, J.N. 2004. Död ved i skogen: hur mycket behövs för att bevara den biologiska mångfalden? *Svensk Botanisk Tidskrift* 98: 278-297.
- De Jong, J., Almstedt, M. (red.) 2005. Död ved i levande skogar: hur mycket behövs och hur kan målet nås? Rapport 5413, Naturvårdsverket.
- Diamond, J.M. 1976. Island biogeography and conservation: strategy and limitations. *Science* 193: 1027-1029.
- Eckert, C.G., Samis, K.E., Loughheed, S.C. 2008. Genetic variation across species' geographical ranges: the central-marginal hypothesis and beyond. *Molecular Ecology* 17: 1170-1188.
- Edenius, L., Sjöberg, K. 1997. Distribution of birds in natural landscape mosaics of old-growth forests in northern Sweden, relations to habitat area and landscape context. *Ecography* 20: 425-431.
- Edman, M., Jonsson, B.G. 2001. Spatial pattern of downed logs and wood-decaying fungi in an old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science* 12: 609-620.
- Edman, M., Jönsson, M., Jonsson, B.G. 2007. Fungi and wind strongly influence the temporal availability of logs in an old-growth spruce forest. *Ecological Applications* 17: 482-490.
- Enoksson, P. 2010. Naturliga skogsbränder i Sverige: blyxtantändningars spatiala mönster och samband med markens uttorkning. Examensarbete 2010:22, Institutionen för skogens ekologi och skötsel, SLU.
- Fahrig, L. 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *Journal of Wildlife Management* 61: 603-610.
- Fahrig, L. 1998. When does fragmentation of breeding habitat affect population survival? *Ecological Modelling* 105: 273-292
- Fahrig, L. 2001. How much habitat is enough? *Biological Conservation* 100: 65-74.
- Fahrig, L. 2002. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. *Ecological Applications* 12: 346-353.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 487-515.
- Fahrig, L. 2017. Ecological responses to habitat fragmentation *per se*. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 48: 1-23.
- Gardfjell, H., Hagner, Å. 2015. Instruktion for habitatinventering i NILS och MOTH, 2015. Inst. För skoglig resurshushållning, SLU.

- Granström, A. 1993. Spatial and temporal variation in lightning ignitions in Sweden. *Journal of Vegetation Science* 4: 737-744.
- Gustafsson, L. Ahlén, I. 1996. Geography of plants and animals. National Atlas of Sweden.
- Gustafsson, L., Hansson, L. 1997. Corridors as a conservation tool. *Ecological Bulletins* 46: 182-190.
- Hansen, M.C., Potapov, P.V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S.A., Tyukavina, A., Thau, D., Stehman, S.V., Goetz, S.J., Loveland, T.R., Kommareddy, A., Egorov, A., Chini, L., Justice, C.O., Townshend, J.R.G. 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science* 342: 850-853.
- Hanski, I. 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press.
- Hanski, I. 2000. Extinction debt and species credit in boreal forests: modelling the consequences of different approaches to biodiversity conservation. *Annales Zoologici Fennici* 37: 271-280.
- Hanski, I. 2011. Habitat loss, the dynamics of biodiversity, and a perspective on conservation. *Ambio* 40: 248-255.
- Hardie, D.C., Hutchings, J.A. 2010. Evolutionary ecology at the extremes of species' ranges. *Environmental Reviews* 18: 1-20.
- Hekkala, A.-M., Paatalo, M.-L., Tarvainen, O., Tolvanen, A. 2014. Restoration of young forests in eastern Finland: benefits for saproxylic beetles (Coleoptera). *Restoration Ecology* 22: 151-159.
- Hellberg, E., Josefsson, T., Östlund, L. 2009. The transformation of a Norway spruce dominated landscape since pre-industrial times in northern Sweden: the influence of modern forest management on forest structure. *Silva Fennica* 43: 783-797.
- Hellberg, E., Niklasson, M., Granström, A. 2004. Influence of landscape structure on patterns of forest fires in boreal forest landscapes in Sweden. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 332-338.
- Hottola, J., Siitonen, J. 2008. Significance of woodland key habitats for polypore diversity and red-listed species in boreal forests. *Biodiversity and Conservation* 17: 2559-2577.
- Hottola, J., Ovaskainen, O., Hanski, I. 2009. A unified measure of the number, volume and diversity of dead trees and the response of fungal communities. *Journal of Ecology* 97: 1320-1328.
- Huggett, A.J. 2005. The concept and utility of 'ecological thresholds' in biodiversity conservation. *Biological Conservation* 124: 301-310.
- Ingman, M., Gyllensten, U. 2007. A recent genetic link between Sami and the Volga-Ural region of Russia. *European Journal of Human Genetics* 15: 115-120.
- Jackson, S.T., Sax, D.F. 2010. Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in Ecology and Evolution*. 25: 153-160.

- Jansson, G., Angelstam, P. 1999. Threshold levels of habitat composition for the presence of the long-tailed tit (*Aegithalos caudatus*) in a boreal landscape. *Landscape Ecology* 14: 283-290.
- Jansson, G., Saari, L. 1999. Suitable habitat distribution for the long-tailed tit (*Aegithalos caudatus*) as indicated by the frequency of occurrence - a long-term study. *Ornis Fennica* 76: 115-122.
- Johnson, C.J. 2013. Identifying ecological thresholds for regulating human activity: effective conservation or wishful thinking? *Biological Conservation* 168: 57-65.
- Jonsson, B.G. 2000. Availability of coarse woody debris in a boreal old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science* 11: 51-56.
- Josefsson, T., Gunnarson, B., Liedgren, L., Bergman, I., Östlund, L. 2010a. Historical human influence on forest composition and structure in boreal Fennoscandia. *Canadian Journal of Forest Research* 40: 872-884.
- Josefsson, T., Olsson, J. Östlund, L. 2010b. Linking forest history and conservation efforts: long-term impact of low-intensity timber harvest on forest structure and wood-inhabiting fungi in northern Sweden. *Biological Conservation* 143: 1803-1811.
- Josefsson, T., Östlund, L. 2011. Produktionsökning och utarmning – skogsbrukets inverkan på skogslandskapet i norra Sverige. Sid. 322-336 i: Antonsson, H., Jansson, U. (red.) *Jordbruk och skogsbruk i Sverige sedan år 1900 – studier av de areella näringarnas geografi och historia*. Kungl. Skogs- och lantbruksakademien.
- Junninen, K., Komonen, A. 2011. Conservation ecology of boreal polypores: a review. *Biological Conservation* 144: 11-20.
- Jönsson, M.T., Jonsson, B.G. 2007. Assessing coarse woody debris in Swedish woodland key habitats: implications for conservation and management. *Forest Ecology and Management* 242: 363-373.
- Jönsson, M.T., Ruete, A., Kellner, O., Gunnarsson, U., Snäll, T. 2017. Will forest conservation areas protect functionally important diversity of fungi and lichens over time? *Biodiversity and Conservation* 26: 2547-2567.
- Karström, M., Lindahl, K., Olsson, G.A., Williamson, M. 1993. Indikatorer för identifiering av naturskogar i Norrbotten. Rapport 4276, Naturvårdsverket.
- Kers, L.E. 1977. Floristiska metoder att bedöma ett bestånds kontinuitet. Sid. 81-92 i Rapport 24, Skogliga genresurser, Skogshögskolan.
- Kouki, J., Väänänen, A. 2000. Impoverishment of resident old-growth forest bird assemblages along an isolation gradient of protected areas in eastern Finland. *Ornis Fennica* 77: 145-154.
- Kouki, J., Hyvärinen, E., Lappalainen, H., Martikainen, P., Similä, M. 2012. Landscape context affects the success of habitat restoration: large-scale colonization patterns of saproxylic and fire-associated species in boreal forests. *Diversity and Distributions* 18: 348-355.
- Kumpulainen, K. and Veteläinen, P. 2000. Puustoinventointi. Sid. 24-50 i: Virkkala, R., Anttila, I. (red.). *Etelä-Kuusamon van hojen metsien ja soiden*

- luontoinventointi. Pajupuronsuo, Romevaara, Närängänvaara, Virmajoki. Alueelliset ympäristöjulkaisut 153: 24-50.
- Kuuluvainen, T., Aakala, T. 2011. Natural forest dynamics in boreal Fennoscandia: a review and classification. *Silva Fennica* 45: 823-841.
- Lambeck, R.J. 1997. Focal species: a multi-species umbrella for nature conservation. *Conservation Biology* 11: 849-856.
- Lande, R. 1987. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *American Naturalist* 130: 624-635.
- Lawton, J.H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* 84: 177-192.
- Lehikoinen, A., Lehikoinen, P., Lindén, A., Laine, T. 2011. Population trend and status of the endangered white-backed woodpecker *Dendrocopos leucotos* in Finland. *Ornis Fennica* 88: 195-207.
- Levin, D. 1970. Developmental instability and evolution in peripheral isolates. *American Naturalist* 104: 343-353.
- Lilja, S., Wallenius, T., Kuuluvainen, T. 2006. Structure and development of old *Picea abies* forests in northern boreal Fennoscandia. *Ecoscience* 13: 181-192.
- Lindén, H., Danilov, P.I., Gromtsev, A.N., Helle, P., Ivanter, E.V., Kurhinen, J. 2000. Large-scale forest corridors to connect the taiga fauna to Fennoscandia. *Wildlife Biology* 6: 179-188.
- Linder, P. 1986. Kirjesålandet: en skogsbiologisk inventering av ett fjällnära urskogsområde i Västerbottens län. SLU.
- Linder, P., Elfving, B., Zackrisson, O. 1997. Stand structure and successional trends in virgin boreal forest reserves in Sweden. *Forest Ecology and Management* 98: 17-33.
- Lindenmayer, D.B., Franklin, J.F. 2002. Conserving forest biodiversity: a comprehensive multiscaled approach. Island Press.
- Lindenmayer, D.B., Luck, G. 2005. Synthesis: thresholds in conservation and management. *Biological Conservation* 124: 351-354.
- Linder, P., Östlund, L. 1998. Structural changes in three mid-boreal Swedish forest landscapes, 1885-1996. *Biological Conservation* 85: 9-19.
- Lindgren, M. 2001: Polypore (Basidiomycetes) species richness and community structure in natural boreal forests of NW Russian Karelia and adjacent areas in Finland. *Acta Botanica Fennica* 170: 1-41.
- Loeffler, D. 1999. Vuollerim, six thousand and fifteen years ago. *Current Swedish Archaeology* 7: 89-106.
- Länsstyrelsen Jämtland. 2008. Genomförandestrategi för Landsbygdsprogrammet 2007-2013 i Jämtlands län. Länsstyrelsen Jämtland.
- Löbel, S., Mair, L., Lönnell, N., Schröder, B., Snäll, T. 2018. Biological traits explain bryophyte species distributions and responses to forest fragmentation and climatic variation. *Journal of Ecology* (*under tryckning*).

- MacArthur, R.H., Wilson, E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press.
- MacDonald, M.A. 2003. The role of corridors in biodiversity conservation in production forest landscapes: a literature review. *Tasforests* 14: 41-52.
- Magnusson, M., Olsson, J., Hedenås, H. Red-listed wood-inhabiting fungi in natural and managed forest landscapes adjacent to the timberline in central Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* 29: 455-465.
- Margules, C.R., Pressey, R.L. 2000. Systematic conservation planning. *Nature* 405: 243-253.
- Martikainen, P., Siitonen, J., Punttila, P., Kaila, L., Rauh, J. 2000. Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biological Conservation* 94: 199-209.
- Matlack, G.R., Litvaitis, J.A. 1999. Forest edges. Sid. 210-233 i: Hunter, M.L. (red.) *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Cambridge University Press.
- Mayer, A.L., Kauppi, P.E., Angelstam, P.K., Zhang, Y., Tikka, P.M. 2005. Importing timber, exporting ecological impact. *Science* 308: 359-360.
- Mönkkönen, M. 1999. Managing Nordic boreal forest landscapes for biodiversity: ecological and economic perspectives. *Biodiversity and Conservation* 8: 85-99.
- Mönkkönen, M., Reunanen, P. 1999. On critical thresholds in landscape connectivity: a management perspective. *Oikos* 84: 302-305.
- Müller, J., Büttler, R. 2010. A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *European Journal of Forest Research* 129: 981-992.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- Niklasson, M., Nilsson, S.G. 2005. *Skogsdynamik och arters bevarande*. Studentlitteratur.
- Nilsson, S.G., Hedin, J., Niklasson, M. 2001. Biodiversity and its assessment in boreal and nemoral forests. *Scandinavian Journal of Forest Research suppl.* 3: 10-26.
- Nitare, J. 1991. *Projektplan: nyckelbiotoper för skogens flora och fauna*. Skogsstyrelsen (stencil)
- Nitare, J. (red.) 2000. *Signalarter – indikatorer på skyddsvärd skog. Flora över kryptogamer*. Skogsstyrelsen.
- Nitare, J. 2011. *Nyckelbiotoper i Sverige: barrskogar*. Skogsstyrelsen.
- Nitare, J., Norén, M. 1992. Nyckelbiotoper kartläggs i nytt projekt vid Skogsstyrelsen. *Svensk Botanisk Tidskrift* 86: 219-226.
- Nordén, B., Dahlberg, A., Brandrud, T.E., Fritz, Ö., Ejrnaes, R., Ovaskainen O. 2014. Effects of ecological continuity on species richness and composition in forests and woodlands: a review. *Ecoscience* 21: 34-45.

- Nordén, J., Åström, J., Josefsson, T., Blumentrath, S., Ovaskainen, O., Sverdrup-Thygeson, A., Nordén, B. 2018. At which spatial and temporal scales can fungi indicate habitat connectivity? *Ecological Indicators* 91: 138-148.
- Nordiska Ministerrådet. 1984. Naturgeografisk regionindelning av Norden. Nordiska ministerrådet.
- Näringsdepartementet. 2018. Uppdrag att genomföra en landsomfattande inventering av nyckelbiotoper. Regeringsbeslut, 2018-05-17. N2018/03141/SK.
- Ottosson, U., Ottvall, R., Elmberg, J., Green, M., Gustafsson, R., Haas, F., Holmqvist, N., Lindström, Å., Nilsson, L., Svensson, M., Svensson, S., Tjernberg, M. 2012. Fåglarna i Sverige – antal och förekomst. Sveriges ornitologiska förening.
- Ovaskainen, O., Hanski, I. 2003. Extinction thresholds in metapopulation models. *Annales Zoologici Fennici* 40: 81-97.
- Penttilä, R., Siitonen, J., Kuusinen, M. 2004. Polypore diversity in managed and old-growth boreal *Picea abies* forests in southern Finland. *Biological Conservation* 117: 271-283.
- Penttilä, R., Lindgren, M., Miettinen, O., Rita H., Hanski, I. 2006. Consequences of forest fragmentation for polyporous fungi at two spatial scales. *Oikos* 114: 225-240.
- Potapov, P., Yaroshenko, A., Turubanova, S., Dubinin, M., Laestadius, L., Thies, C., Aksenov, D., Egorov, A., Yesipova, Y., Glushkov, I., Karpachevskiy, M., Kostikova, A., Manisha A., Tsybikova, E., Zhuravleva, I. 2008. Mapping the world's intact forest landscapes by remote sensing. *Ecology and Society* 13: 51.
- Pulliam, H.R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist* 132: 652-661.
- Ranius, T. 2005. Hur mycket död ved behövs i skogen? *Svensk Botanisk Tidskrift* 99: 60-61.
- Ranius, T., Fahrig, L. 2006. Targets for maintenance of dead wood for biodiversity conservation based on extinction thresholds. *Scandinavian Journal of Forest Research* 21: 201-208.
- Ranius, T., Jonsson, M. 2007. Theoretical expectations for thresholds in the relationship between number of wood-living species and amount of coarse woody debris: a study case in spruce forests. *Journal for Nature Conservation* 120-130.
- Rautio, A.-M., Josefsson, T., Axelsson, A.-L., Östlund, L. 2016. People and pines 1555–1910: integrating ecology, history and archaeology to assess long-term resource use in northern Fennoscandia. *Landscape Ecology* 31: 337-349.
- Rhodes, J.R., Callaghan, J.G., McAlpine, C.A., De Jong, C., Bowen, M.E., Mitchell, D.L., Lunney, D., Possingham, H.P., 2008. Regional variation in habitat occupancy thresholds: a warning for conservation planning. *Journal of Applied Ecology* 45: 549-557.

- Ries, L., Fletcher, R.J., Battin, J., Sisk, T.D. 2004. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35: 491-522.
- Roberge, J.-M., Angelstam, P. 2006. Indicator species among resident forest birds – a cross-regional evaluation in northern Europe. *Biological Conservation* 130: 134-147.
- Roberge, J.-M., Angelstam, P., Villard, M.-A. 2008. Specialised woodpeckers and naturalness in hemiboreal forests – deriving quantitative targets for conservation planning. *Biological Conservation* 141: 997-1012.
- Roberge, J.-M., Bengtsson, S.B.K., Wulff, S., Snäll, T. 2011. Edge creation and tree dieback influence the patch-tracking metapopulation dynamics of a red-listed epiphytic bryophyte. *Journal of Applied Ecology* 48: 650-658.
- Roberge, J.-M., Virkkala, R., Mönkkönen, M. 2018. Boreal forest bird assemblages and their conservation. Sid. 183-230 i: Mikusiński, G., Roberge, J.-M., Fuller, R.J. (eds). *Ecology and conservation of forest birds*. Cambridge University Press.
- Rompré, G., Boucher, Y., Bélanger, L., Côté, S., Robinson, W.D. 2010. Conserving biodiversity in managed forest landscapes: the use of critical thresholds for habitat. *Forestry Chronicle* 86: 589-596.
- Rosenzweig, M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press.
- Rubene, D., Schroeder, M., Ranius, T. 2017. Effectiveness of local conservation management is affected by landscape properties: species richness and composition of saproxylic beetles in boreal forest clearcuts. *Forest Ecology and Management* 399: 54-63.
- Ruete, A., Snäll, T., Jönsson, M. 2016. Dynamic anthropogenic edge effects on the distribution and diversity of fungi in fragmented old-growth forests. *Ecological Applications* 26: 1475-1485.
- Ruete, A., Snäll, T., Jonsson, B.G., Jönsson, M. 2017. Contrasting long-term effects of transient anthropogenic edges and forest fragment size on generalist and specialist deadwood-dwelling fungi. *Journal of Applied Ecology* 54: 1142-1151.
- Sandström, J., Bjelke, U., Carlberg, T., Sundberg, S. 2015. Tillstånd och trender för arter och deras livsmiljöer – rödlistade arter i Sverige 2015. *ArtDatabanken Rapporterar* 17, ArtDatabanken, SLU.
- Siitonen, J. 1994. Decaying wood and saproxylic Coleoptera in two old spruce forests: a comparison based on two sampling methods. *Annales Zoologici Fennici* 31: 89-95.
- Siitonen, J. 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins* 49: 11-41.
- Siitonen, J., Martikainen, P. 1994. Occurrence of rare and threatened insects living on decaying *Populus tremula* - a comparison between Finnish and Russian Karelia. *Scandinavian Journal of Forest Research* 9:185-191.

- Siitonen, J. Saaristo, L. 2000. Habitat requirements and conservation of *Pytho kolwensis*, a beetle species of old-growth boreal forest. *Biological Conservation* 94: 211-220.
- Siitonen, P., Lehtinen, A., Siitonen, M. 2005. Effects of forest edges on the distribution, abundance, and regional persistence of wood-rotting fungi. *Conservation Biology* 19: 250-260.
- Simberloff, D., Cox, J. 1987. Consequences and costs of conservation corridors. *Conservation Biology* 1: 63-71.
- Sippola, A.-L., Siitonen, J., Kallio, R. 1998. Amount and quality of coarse woody debris in natural and managed coniferous forests near the timberline in Finnish Lapland. *Scandinavian Journal of Forest Research* 13: 204-214.
- Sippola, A.-L., Lehesvirta, T., Renvall, P. 2001. Effects of selective logging on coarse woody debris and diversity of wood-decaying polypores in eastern Finland. *Ecological Bulletins* 49: 243-254.
- Sippola, A.-L., Siitonen, J., Punttila, P. 2002. Beetle diversity in timberline forests: a comparison between old-growth and regeneration areas in Finnish Lapland. *Annales Zoologici Fennici* 39: 69-86.
- Sippola, A.-L., Similä, M., Mönkkönen, M., Jokimäki, J. 2004. Diversity of polyporous fungi (Polyporaceae) in northern boreal forests: effects of forest site type and logging intensity. *Scandinavian Journal of Forest Research* 19: 152-163.
- Sirén, G. 1955. The development of spruce forest on raw humus sites in northern Finland and its ecology. *Acta Forestalia Fennica* 62: 1-363.
- Sirkiä, S., Helle, P., Lindén, H., Nikula, A., Norrdahl, K., Suorsa, P., Valkeajärvi, P. 2011. Persistence of capercaillie (*Tetrao urogallus*) lekking areas depends on forest cover and fine-grain fragmentation of boreal forest landscapes. *Ornis Fennica* 88:14-29.
- Sivertsson, K. 2004. Timmerfronten och sågverksindustrin kommer till västra Jämtland: skogsbruk och skogsarbete under perioden 1870-1950. Sid. 91-105 i: Skogshistoriska essäer skrivna av elever på kursen Skogens och skogsbrukets historia. Institutionen för skogsskötsel, SLU.
- Sjökvist, E., Axén Mårtensson, J., Dahné, J., Köplin, N., Björck, E., Nylén, L., Berglöv, G., Tengdelius Brunell, J., Nordborg, D., Hallberg, K., Södling, J., Berggreen Clausen, S. 2015. Klimatscenarier för Sverige. Bearbetning av RCP-scenarier för meteorologiska och hydrologiska effektstudier. *Klimatologi* 15, SMHI.
- Skogsstyrelsen. 1991. Förordning om gränserna för fjällnära skog. Skogsstyrelsens författningssamling, SKSFS 1991:3.
- Skogsstyrelsen. 1999. Nyckelbiotopsinventeringen 1993-1998: slutrapport. Meddelande 1-1999.
- Skogsstyrelsen. 2011. Rutin – Arbete med nyckelbiotoper. 2011-12-08.
- Skogsstyrelsen. 2014. Handbok för inventering av nyckelbiotoper. Skogsstyrelsen.

- Skogsstyrelsen. 2017. Rutin – Arbete med nyckelbiotoper, med tillhörande PM. 2017-08-17.
- Snäll, T., Hagström, A., Rudolphi, J., Rydin, H. 2004. Distribution pattern of the epiphyte *Neckera pennata* on three spatial scales - importance of past landscape structure, connectivity and local conditions. *Ecography* 27: 757-766.
- Stokland, J.N., Siitonen, J., Jonsson, B.G. 2012. Biodiversity in dead wood. Cambridge University Press.
- Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L., Nowak, M.A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65-66.
- Timonen, J. Siitonen, J., Gustafsson, L., Kotiaho, J.S., Stokland, J.N., Sverdrup-Thygeson, A., Mönkkönen, M. 2010. Woodland key habitats in northern Europe: concepts, inventory and protection. *Scandinavian Journal of Forest Research* 25: 309-324.
- Timonen, J., Gustafsson, L., Kotiaho, J.S., Mönkkönen, M. 2011. Hotspots in cold climate: conservation value of woodland key habitats in boreal forests. *Biological Conservation* 144: 2061-2067.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter I., Thies C. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecology Letters* 8: 857-874.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batary P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., Ewers, R.M., Freund, J., Holt, R.D., Holzschuh, A., Klein, A.M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D.A., Laurance, W., Lindenmayer, D., Scherber, C., Sodhi, N., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., van der Putten, W.H., Westphal, C. 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews* 87: 661-685.
- Uppsäll, S. (red.) 2012. Har vi nått målet när vi nått målet? Naturvårdsavsättningarnas roll för att uppnå miljömålet Levande skogar: exemplet Västerbottens län. Meddelande 14, Länsstyrelsen Västerbotten.
- van der Hoek, Y., Zuckerberg, B., Manne, L.L. 2015. Application of habitat thresholds in conservation: considerations, limitations, and future directions. *Global Ecology and Conservation* 3: 736-743.
- Versluijs, M., Hjältén, J., Roberge, J.-M. (manuskript). Ecological restoration modifies the value of biodiversity indicators in boreal forest.
- Villard, M.-A., Trzcinski, M.K., Merriam, G. 1999. Fragmentation effects on forest birds: relative influence of woodland cover and configuration on landscape occupancy. *Conservation Biology* 13: 774-783.
- Villard, M.-A., Metzger, J.P. 2014. Beyond the fragmentation debate: a conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *Journal of Applied Ecology* 51: 309-318.
- Watson, J.E.M., Evans, T., Venter, O., Williams, B., Tulloch, A., Stewart, C., Thompson, I., Ray, J.C., Murray, K., Salazar, A., McAlpine, C., Potapov, P., Walston, J., Robinson, J.G., Painter, M., Wilkie, D., Filardi, C., Laurance, W.F., Houghton, R.A., Maxwell, S., Grantham, H., Samper, C.,

- Wang, S., Laestadius, L., Runting, R.K., Silva-Chávez, G.A., Ervin, J., Lindenmayer, D. 2018. The exceptional value of intact forest ecosystems. *Nature Ecology and Evolution* 2: 599-610.
- Wegge, P., Rolstad, J. 1986. Size and spacing of capercaillie leks in relation to social behavior and habitat. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 19: 401-408.
- Wester, J. 2016. Nulägesbeskrivning om nyckelbiotoper. Rapport 7-2016, Skogsstyrelsen.
- Wijk, S. 2017. Biologisk mångfald i nyckelbiotoper: resultat från inventeringen ”Uppföljning av biologisk mångfald” 2009–2015. Rapport 4-2017, Skogsstyrelsen.
- Wikars, L.-O. 2004. Habitat requirements of the pine wood-living beetle *Tragosoma depsarium* (Coleoptera: Cerambycidae) at log, stand, and landscape scale. *Ecological Bulletins* 51: 287-294.
- Wiktander, U., Nilsson, I.N., Nilsson, S.G., Olsson, O., Pettersson, B., Stagen, A. 1992. Occurrence of the lesser spotted woodpecker *Dendrocopos minor* in relation to area of deciduous forest. *Ornis Fennica* 69: 113-118.
- Wiktander, U., Olsson, O., Nilsson, S.G. 2001. Seasonal variation in home-range size, and habitat area requirement of the lesser spotted woodpecker (*Dendrocopos minor*) in southern Sweden. *Biological Conservation* 100: 387-395.
- Wright, D.H. 1983. Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* 41: 495-506.
- Ylisirniö, A.-L., Penttilä, R., Berglund, H., Hallikainen, V., Isaeva, L., Kauhanen, H., Koivula, M., Mikkola, K. 2012. Dead wood and polypore diversity in natural post-fire succession forests and managed stands – lessons for biodiversity management in boreal forests. *Forest Ecology and Management* 286: 16-27.
- Ylisirniö, A.-L., Mönkkönen, M., Hallikainen, V., Ranta-Maunus, T., Kouki, J. 2016. Woodland key habitats in preserving polypore diversity in boreal forests: effects of patch size, stand structure and microclimate. *Forest Ecology and Management* 373: 138-148.
- Ylläsjärvi, I., Kuuluvainen, T. 2009. How homogenous is the boreal forest? Characteristics and variability of old-growth forest on a *Hylocomium-Myrtillus* site type in the Pallas-Yllästunturi National Park, northern Finland. *Annales Botanici Fennici* 46: 263-279.
- Zackrisson, O., Nilsson, M.-C., Steijlen, I., Hörnberg, G. 1995. Regeneration pulses and climate-vegetation interactions in nonpyrogenic boreal Scots pine stands. *Journal of Ecology* 83: 469-483.
- Ås, S. 1999. Invasion of matrix species in small habitat patches. *Conservation Ecology* 3: art1
- Östlund, L., Bergman, I., Zackrisson, O. 2004. Trees for food – a 3000 year record of subarctic plant use. *Antiquity* 78: 278-286.

Östlund, L., Liedgren, L., Josefsson, T. 2013. Surviving the winter in northern forests: an experimental study of fuelwood consumption and living space in a Sami tent hut. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 45: 372-382.

Internetkällor

I samma ordning som de förekommer i texten:

- SGU. Jordarter. 2018. <https://apps.sgu.se/kartvisare/kartvisare-jordarter-1-miljon.html> (Hämtad 2018-05-29)
- SLU. Markinfo: humiditet under vegetationsperioden. 2007a. <http://www-markinfo.slu.se/sve/klimat/hum.html> (Hämtad 2018-05-29)
- SLU. Markinfo: dominerande trädskiktsklass. 2007b. <http://www-markinfo.slu.se/sve/veg/trslag/tradom.html> (Hämtad 2018-05-29)
- SLU. Markinfo: dominerande markvegetationsklass. 2007c. <http://www-markinfo.slu.se/sve/veg/vegtyp/vegdom.html> (Hämtad 2018-05-29)
- SLU. Markinfo: vegetationsperiodens längd. 2007d. <http://www-markinfo.slu.se/sve/klimat/vegper.html> (Hämtad 2018-05-29)
- SLU. Markinfo: årsmedeltemperatur 1961-1990. 2007e. <http://www-markinfo.slu.se/sve/klimat/images/temp1.jpg> (Hämtad 2018-05-29)
- SMHI. Jämtlands klimat. 2009. <https://www.smhi.se/kunskapsbanken/meteorologi/jamtlands-klimat-1.4996> (Hämtad 2018-05-29)
- Greensway. 2018. <https://greensway.se/tjanster/digital-plattform/species-observations-explorer/species-observations-explorer-lite/> (Hämtad 2018-05-24)
- SLU. Artfakta. 2018a. <https://artfakta.artdatabanken.se/> (Hämtad 2018-05-01)
- SLU. Artportalen. 2018b. <https://www.artportalen.se/> (Hämtad 2018-05-30)
- Artsdatabanken. Artskart. 2018. <https://artskart.artsdatabanken.no/> (Hämtad 2018-05-15)
- CBD. Aichi biodiversity targets. <https://www.cbd.int/sp/targets/> (Hämtad 2018-05-30).

Bilaga 1

Nationellt rödlistade arter för vilka ≥ 50 % av fynden ligger inom nordvästra Sverige (144 st). Analysen är begränsad till arter för vilka skog utgör en viktig livsmiljö. Period: 2000-2017. Arterna presenteras i fallande ordning av antalet fynd inom nordvästra Sverige.

Vetenskapligt namn	Svenskt namn	Organismgrupp	Rödlistekategori	Fynd i delområde 1	Fynd i delområde 2	Fynd i delområde 3	Fynd i delområde 4	Fynd i nordväst	Fynd i Sverige	Andel av alla svenska fynd i nordväst
<i>Lobaria scrobiculata</i>	skrovellav	Lavar	Nära hotad (NT)	1299	2615	2332	527	6773	9250	0,73
<i>Phellinus nigrolimitatus</i>	gränsticka	Storsvampar	Nära hotad (NT)	909	1867	2438	1538	6752	10696	0,63
<i>Hypogymnia bitteri</i>	knotttrig blåslav	Lavar	Nära hotad (NT)	1178	174	895	2463	4710	6464	0,73
<i>Cladonia parasitica</i>	dvärgbägarlav	Lavar	Nära hotad (NT)	2905	395	378	1007	4685	8500	0,55
<i>Sidera lenis</i>	gräddporing	Storsvampar	Sårbar (VU)	2587	439	233	1135	4394	6945	0,63
<i>Onnia leporina</i>	harticka	Storsvampar	Nära hotad (NT)	267	772	1305	1165	3509	4707	0,75
<i>Odonticum romellii</i>	nordtagging	Storsvampar	Nära hotad (NT)	1956	227	117	806	3106	5202	0,60
<i>Anthoporia albobrunea</i>	fläckporing	Storsvampar	Sårbar (VU)	954	102	157	1281	2494	4146	0,60
<i>Buteo lagopus</i>	fjällvråk	Fåglar	Nära hotad (NT)	187	379	449	941	1956	3148	0,62
<i>Letharia vulpina</i>	varglav	Lavar	Nära hotad (NT)	1456	4	85	2	1547	2827	0,55
<i>Calicium denigratum</i>	blanksvalt spiklav	Lavar	Nära hotad (NT)	903	67	124	118	1212	1982	0,61
<i>Platismatia norvegica</i>	norsk näverlav	Lavar	Sårbar (VU)	156	867	65	0	1088	1335	0,81
<i>Trichaptum laricinum</i>	violmussling	Storsvampar	Nära hotad (NT)	101	37	108	829	1075	1970	0,55
<i>Skeletocutis odora</i>	ostticka	Storsvampar	Sårbar (VU)	32	75	361	535	1003	1568	0,64
<i>Laurilia sulcata</i>	tajgaskinn	Storsvampar	Sårbar (VU)	NA	NA	NA	NA	993	1140	0,87
<i>Chaetodermella luna</i>	vitplätt	Storsvampar	Nära hotad (NT)	331	10	50	312	703	923	0,76
<i>Chaenotheca subroscida</i>	vitgrynig nållav	Lavar	Nära hotad (NT)	221	149	300	32	702	1181	0,59
<i>Ramboldia elabens</i>	vedflamlav	Lavar	Nära hotad (NT)	518	59	73	34	684	1344	0,51
<i>Poecile cinctus</i>	lappmes	Fåglar	Sårbar (VU)	46	29	49	557	681	766	0,89
<i>Evernia divaricata</i>	ringlav	Lavar	Sårbar (VU)	195	0	2	315	512	989	0,52
<i>Hydnellum gracilipes</i>	smalfotad taggsvamp	Storsvampar	Sårbar (VU)	255	11	18	225	509	849	0,60
<i>Chaenothecopsis fennica</i>	blågrå svartspik	Lavar	Nära hotad (NT)	389	17	48	39	493	768	0,64

<i>Phylloscopus borealis</i>	nordsångare	Fåglar	Starkt hotad (EN)	17	3	30	309	359	368	0,98
<i>Cyphelium karelicum</i>	liten sotlav	Lavar	Sårbar (VU)	46	75	122	87	330	477	0,69
<i>Chaenothecopsis viridialba</i>	vitskaftad svartspik	Lavar	Nära hotad (NT)	42	48	158	48	296	415	0,71
<i>Antrodia infirma</i>	urskogsporing	Storsvampar	Starkt hotad (EN)	98	11	16	165	290	466	0,62
<i>Phellodon secretus</i>	tajgataggsvamp	Storsvampar	Sårbar (VU)	148	7	5	128	288	397	0,73
<i>Emberiza pusilla</i>	dvärgsparv	Fåglar	Sårbar (VU)	21	6	28	221	276	487	0,57
<i>Postia lateritia</i>	lateritticka	Storsvampar	Sårbar (VU)	62	13	15	169	259	490	0,53
<i>Osmoporus protractus</i>	tallstocksticka	Storsvampar	Sårbar (VU)	28	3	9	169	209	277	0,75
<i>Skeletocutis chrysella</i>	grantickeporing	Storsvampar	Sårbar (VU)	36	35	57	39	167	236	0,71
<i>Saxifraga cotyledon</i>	fjällbrud	Kärlväxter	Nära hotad (NT)	0	109	13	40	162	162	1,00
<i>Chaenotheca laevigata</i>	nordlig nållav	Lavar	Nära hotad (NT)	38	35	32	46	151	274	0,55
<i>Heterodermia speciosa</i>	elfenbenslav	Lavar	Sårbar (VU)	139	9	0	1	149	204	0,73
<i>Crustoderma corneum</i>	hornvaxskinn	Storsvampar	Nära hotad (NT)	62	5	9	72	148	222	0,67
<i>Pannaria conoplea</i>	grynlav	Lavar	Starkt hotad (EN)	83	22	24	12	141	235	0,60
<i>Evernia mesomorpha</i>	grenlav	Lavar	Sårbar (VU)	45	0	18	70	133	216	0,62
<i>Gulo gulo</i>	järv	Däggdjur	Sårbar (VU)	16	33	53	25	127	190	0,67
<i>Fuscopannaria mediterranea</i>	olivbrun gytterlav	Lavar	Nära hotad (NT)	44	26	31	21	122	241	0,51
<i>Diplomitoporus crustulinus</i>	sprickporing	Storsvampar	Sårbar (VU)	34	16	19	47	116	201	0,58
<i>Skeletocutis stellae</i>	kristallticka	Storsvampar	Sårbar (VU)	25	8	16	53	102	172	0,59
<i>Lappula deflexa</i>	stickelfrö	Kärlväxter	Sårbar (VU)	12	14	22	51	99	152	0,65
<i>Antrodiella pallasii</i>		Storsvampar	Sårbar (VU)	2	0	14	82	98	118	0,83
<i>Hypogymnia austerodes</i>	mörk blåslav	Lavar	Sårbar (VU)	4	9	13	66	92	95	0,97
<i>Lobaria hallii</i>	hårig skrovellav	Lavar	Akut hotad (CR)	13	38	29	0	80	80	1,00
<i>Byssomerulius albostramineus</i>	laxgröppa	Storsvampar	Sårbar (VU)	57	6	6	11	80	137	0,58
<i>Postia parva</i>	gäckporing	Storsvampar	Nära hotad (NT)	47	2	3	25	77	115	0,67
<i>Antrodia primaeva</i>	urskogsticka	Storsvampar	Starkt hotad (EN)	38	2	2	23	65	94	0,69
<i>Chaenotheca sphaerocephala</i>	skuggnål	Lavar	Sårbar (VU)	42	11	10	0	63	73	0,86
<i>Cliostomum leprosum</i>	mjölig dropplav	Lavar	Nära hotad (NT)	22	37	2	1	62	104	0,60
<i>Potentilla multifida</i>	mångfingerört	Kärlväxter	Sårbar (VU)	0	0	0	56	56	68	0,82
<i>Hygrophoropsis olida</i>	smultronkantarell	Storsvampar	Sårbar (VU)	9	0	0	47	56	106	0,53

<i>Ochrolechia alboflavescens</i>	halmgul örnlav	Lavar	Nära hotad (NT)	48	5	0	0	53	80	0,66
<i>Tricholoma sudum</i>	torrmusseron	Storsvampar	Sårbar (VU)	0	0	0	51	51	100	0,51
<i>Ips acuminatus</i>	skarptandad barkborre	Skalbaggar	Nära hotad (NT)	42	1	0	4	47	85	0,55
<i>Hypogymnia hultenii</i>	kavernularia	Lavar	Nära hotad (NT)	1	44	0	0	45	45	1,00
<i>Fuscopannaria ahlneri</i>	grangytterlav	Lavar	Starkt hotad (EN)	0	2	14	19	35	39	0,90
<i>Cephalozia macounii</i>	vedtrådmossa	Mossor	Akut hotad (CR)	34	0	0	1	35	50	0,70
<i>Claurouxia chalybeioides</i>	labyrintlav	Lavar	Nära hotad (NT)	33	2	0	0	35	60	0,58
<i>Trichoderma nybergianum</i>	rödbrun klubbdyna	Storsvampar	Nära hotad (NT)	6	21	4	2	33	53	0,62
<i>Fuscopannaria confusa</i>	forsgytterlav	Lavar	Nära hotad (NT)	20	8	1	2	31	45	0,69
<i>Chaenothecopsis nana</i>	liten svartspik	Lavar	Nära hotad (NT)	20	6	1	1	28	44	0,64
<i>Arctomia fascicularis</i>	kuddgelélav	Lavar	Akut hotad (CR)	0	0	0	26	26	28	0,93
<i>Olisthaerus megacephalus</i>		Skalbaggar	Nära hotad (NT)	3	4	4	11	22	27	0,81
<i>Cetrelia olivetorum</i>	jättesköldlav	Lavar	Akut hotad (CR)	22	0	0	0	22	36	0,61
<i>Xestia borealis</i>	tajgafjällfly	Fjärilar	Starkt hotad (EN)	0	0	1	19	20	20	1,00
<i>Leproplaca proteus</i>	härjedalslav	Lavar	Akut hotad (CR)	20	0	0	0	20	20	1,00
<i>Hygrophorus inocybiformis</i>	skäggvaxskivling	Storsvampar	Sårbar (VU)	3	4	0	13	20	27	0,74
<i>Gyalecta friesii</i>	skuggkraterlav	Lavar	Nära hotad (NT)	2	15	2	0	19	23	0,83
<i>Diplazium sibiricum</i>	ryssbräken	Kärlväxter	Sårbar (VU)	0	0	0	19	19	38	0,50
<i>Cortinarius caesiocinctus</i>		Storsvampar	Sårbar (VU)	3	10	0	4	17	33	0,52
<i>Anastrepta orchadensis</i>	snedbladsmossa	Mossor	Sårbar (VU)	8	8	0	0	16	16	1,00
<i>Biatora fallax</i>	fjällig knopplav	Lavar	Sårbar (VU)	8	7	0	0	15	15	1,00
<i>Dermestes palmi</i>	urskogsänger	Skalbaggar	Sårbar (VU)	15	0	0	0	15	22	0,68
<i>Melandrya dubia</i>	djupsvart brunbagge	Skalbaggar	Sårbar (VU)	0	8	0	6	14	26	0,54
<i>Bactrospora brodoi</i>	amerikansk sönderfallslav spetshörnad	Lavar	Sårbar (VU)	0	13	0	0	13	13	1,00
<i>Aradus angularis</i>	barkskinnbagge	Halvvingar	Sårbar (VU)	0	0	5	8	13	20	0,65
<i>Physcia magnussonii</i>	pudrad rosettlav	Lavar	Sårbar (VU)	8	3	1	0	12	13	0,92
<i>Pertusaria sommerfeltii</i>		Lavar	Sårbar (VU)	7	1	4	0	12	21	0,57
<i>Cynodontium fallax</i>	praktklipptuss	Mossor	Nära hotad (NT)	3	7	0	1	11	22	0,50
<i>Elixia flexella</i>	vedstjärna	Lavar	Nära hotad (NT)	8	0	0	2	10	12	0,83

<i>Xestia laetabilis</i>	högnordiskt fjällfly	Fjärilar	Nära hotad (NT)	4	0	0	5	9	9	1,00
<i>Cyphelium pinicola</i>	fjällsotlav	Lavar	Sårbar (VU)	6	1	1	1	9	9	1,00
<i>Parvoplaca suspiciosa</i>	svart asporangelav	Lavar	Kunskapsbrist (DD)	6	0	0	3	9	10	0,90
<i>Crabro lapponicus</i>		Steklar	Nära hotad (NT)	4	0	5	0	9	10	0,90
<i>Cortinarius areni-silvae</i>		Storsvampar	Nära hotad (NT)	4	0	0	5	9	10	0,90
<i>Pityogenes irkutensis</i>	sibirisk barkborre	Skalbaggar	Nära hotad (NT)	0	0	4	5	9	15	0,60
<i>Clypeastraea pusilla</i>	platt punktbagge	Skalbaggar	Sårbar (VU)	0	0	0	8	8	9	0,89
<i>Skeletocutis jelicii</i>		Storsvampar	Starkt hotad (EN)	1	1	1	5	8	10	0,80
<i>Xestia distensa</i>	östligt fjällfly	Fjärilar	Sårbar (VU)	0	0	0	7	7	7	1,00
<i>Inonotopsis subiculosa</i>	taigaporing	Storsvampar	Sårbar (VU)	3	1	0	3	7	14	0,50
<i>Postia hibernica</i>	sprödporing	Storsvampar	Kunskapsbrist (DD)	3	0	0	3	6	10	0,60
<i>Splachnum melanocaulon</i>	liten parasollmossa	Mossor	Nära hotad (NT)	1	0	1	4	6	11	0,55
<i>Xestia gelida</i>	fjällskogsfly	Fjärilar	Sårbar (VU)	0	0	0	5	5	5	1,00
<i>Parmeliella parvula</i>	dvärgblylav	Lavar	Akut hotad (CR)	0	5	0	0	5	5	1,00
<i>Lophozia polaris</i>	polarflikmossa	Mossor	Nära hotad (NT)	0	0	2	3	5	5	1,00
<i>Sistotrema albuluteum</i>	oljeporing	Storsvampar	Kunskapsbrist (DD)	0	0	1	4	5	8	0,63
<i>Plectocarpon scrobiculatae</i>	skrovellavsknapp	Lavar	Starkt hotad (EN)	3	1	0	0	4	4	1,00
<i>Mannia triandra</i>	klippklotmossa	Mossor	Akut hotad (CR)	0	4	0	0	4	4	1,00
<i>Skeletocutis lilacina</i>		Storsvampar	Sårbar (VU)	1	0	2	1	4	5	0,80
<i>Piloporia sajanensis</i>	lämmelporing	Storsvampar	Starkt hotad (EN)	1	0	0	3	4	6	0,67
<i>Tubulicrinis hirtellus</i>	borstnålskinn	Storsvampar	Nära hotad (NT)	1	0	0	3	4	6	0,67
<i>Endocarpon psorodeum</i>	serpentinkalklav	Lavar	Sårbar (VU)	0	0	3	0	3	3	1,00
<i>Pseudoleskeella papillosa</i>	raspdvärgbågmossa	Mossor	Nära hotad (NT)	0	0	0	3	3	3	1,00
<i>Physodontia lundellii</i>	luggskinn	Storsvampar	Sårbar (VU)	1	0	0	2	3	3	1,00
<i>Phiaris heinrichana</i>	tajgabrokvecklare	Fjärilar	Sårbar (VU)	0	0	0	3	3	4	0,75
<i>Gymnopilus odini</i>	brandbitterskivling	Storsvampar	Nära hotad (NT)	2	0	0	1	3	5	0,60
<i>Aradus laeviusculus</i>	slät barkskinnbagge	Halvvingar	Starkt hotad (EN)	0	0	0	3	3	6	0,50
<i>Cryptophagus quadrihamatus</i>	nordlig fuktbagge	Skalbaggar	Sårbar (VU)	0	0	0	3	3	6	0,50
<i>Gyalecta incarnata</i>	mossbelonia	Lavar	Kunskapsbrist (DD)	2	0	0	0	2	2	1,00
<i>Phacopsis vulpina</i>		Lavar	Sårbar (VU)	2	0	0	0	2	2	1,00

<i>Pilophorus strumaticus</i>	västlig kolvlav	Lavar	Starkt hotad (EN)	0	2	0	0	2	2	1,00
<i>Trapeliopsis viridescens</i>	svartfruktig knotterlav	Lavar	Akut hotad (CR)	2	0	0	0	2	2	1,00
<i>Usnea glabrata</i>	dvärgskägglav	Lavar	Akut hotad (CR)	0	0	2	0	2	2	1,00
<i>Kurzia trichoclados</i>	västlig fingerfliksmossa	Mossor	Sårbar (VU)	2	0	0	0	2	2	1,00
<i>Ennearthron palmi</i>	Palms svampborrare	Skalbaggar	Sårbar (VU)	0	0	0	2	2	2	1,00
<i>Fibricium lapponicum</i>	taigafiberskinn	Storsvampar	Sårbar (VU)	1	0	0	1	2	2	1,00
<i>Peniophora septentrionalis</i>	nordtätskinn	Storsvampar	Kunskapsbrist (DD)	0	0	0	2	2	2	1,00
<i>Trechispora candidissima</i>	nordlig mjölporing	Storsvampar	Nära hotad (NT)	1	0	0	1	2	2	1,00
<i>Ctenophora nigriceps</i>	gulfläckig vedharkrank	Tvåvingar	Kunskapsbrist (DD)	0	0	0	2	2	2	1,00
<i>Chaenothecopsis haematopus</i>	rödskaftad svartspik	Lavar	Sårbar (VU)	1	0	1	0	2	3	0,67
<i>Skeletocutis borealis</i>		Storsvampar	Kunskapsbrist (DD)	0	2	0	0	2	3	0,67
<i>Tubulicrinis effugiens</i>	tofsnålskinn	Storsvampar	Kunskapsbrist (DD)	0	1	0	1	2	3	0,67
<i>Hygrohypnum norvegicum</i>	norsk bäckmossa	Mossor	Sårbar (VU)	1	0	0	1	2	4	0,50
<i>Fibroporia gossypium</i>	bomullsporing	Storsvampar	Kunskapsbrist (DD)	2	0	0	0	2	4	0,50
<i>Perenniporia tenuis</i>	kromporing	Storsvampar	Sårbar (VU)	0	0	1	1	2	4	0,50
<i>Eudonia aequalis</i>	tajgaugglemott	Fjärilar	Sårbar (VU)	0	1	0	0	1	1	1,00
<i>Polia lamuta</i>	sibiriskt lundfly	Fjärilar	Akut hotad (CR)	0	0	0	1	1	1	1,00
<i>Gyalecta ophiospora</i>	forskrönlav	Lavar	Starkt hotad (EN)	0	1	0	0	1	1	1,00
<i>Pilophorus robustus</i>	stor kolvlav	Lavar	Starkt hotad (EN)	0	1	0	0	1	1	1,00
<i>Plectocarpon nephromeum</i>		Lavar	Starkt hotad (EN)	0	1	0	0	1	1	1,00
<i>Poeltinula interjecta</i>	falsk klotterlav	Lavar	Akut hotad (CR)	1	0	0	0	1	1	1,00
<i>Pyrenula coryli</i>	hasselvårtlav	Lavar	Akut hotad (CR)	0	0	0	1	1	1	1,00
<i>Rinodina sheardii</i>	dimkrimmerlav	Lavar	Akut hotad (CR)	1	0	0	0	1	1	1,00
<i>Cynodontium gracilescens</i>	svanklipptuss	Mossor	Starkt hotad (EN)	1	0	0	0	1	1	1,00
<i>Trachypachus zetterstedti</i>	nordglanslöpare	Skalbaggar	Sårbar (VU)	0	0	0	1	1	1	1,00
<i>Arctobius agelenoides</i>	nordtrattspindel	Spindeldjur	Kunskapsbrist (DD)	0	0	0	1	1	1	1,00
<i>Crustoderma triste</i>	sorgvaxskinn	Storsvampar	Kunskapsbrist (DD)	0	0	0	1	1	1	1,00
<i>Kneiffiella efibulata</i>	sälgnotterskinn	Storsvampar	Kunskapsbrist (DD)	0	1	0	0	1	1	1,00
<i>Tubulicrinis inornatus</i>	kåpnålskinn	Storsvampar	Nära hotad (NT)	0	0	0	1	1	1	1,00
<i>Pachyneura fasciata</i>	urskogsmygga	Tvåvingar	Sårbar (VU)	0	0	1	0	1	1	1,00

RAPPORT 2018/11

<i>Lescuraea patens</i>	raspbågmossa	Mossor	Nära hotad (NT)	0	1	0	0	1	2	0,50
<i>Amylocorticiellum cremeoisabellinum</i>	skuggskinn	Storsvampar	Kunskapsbrist (DD)	0	0	0	1	1	2	0,50
<i>Anomoloma albolutescens</i>	gul mjukporing	Storsvampar	Akut hotad (CR)	1	0	0	0	1	2	0,50

Av Skogsstyrelsen publicerade Rapporter:

- 2012:1 Kommunikationsstrategi för Renbruksplan
- 2012:2 Förstudierapport, dialog och samverkan mellan skogsbruk och rennäring
- 2012:3 Hänsyn till kulturmiljöer – resultat från P3 2008–2011
- 2012:4 Kalibrering för samsyn över myndighetsgränserna avseende olika former av dikningsåtgärder i skogsmark
- 2012:5 Skogsbrukets frivilliga avsättningar
- 2012:6 Långsiktiga effekter på vattenkemi, öringbestånd och bottenfauna efter ask- och kalkbehandling i hela avrinningsområden i brukad skogsmark – utvärdering 13 år efter åtgärder mot försurning
- 2012:7 Nationella skogliga produktionsmål – Uppföljning av 2005 års sektorsmål
- 2012:8 Kommunikationsstrategi för Renbruksplan – Är det en fungerande modell för samebyarna vid samråd?
- 2012:9 Ökade risker för skador på skog och åtgärder för att minska riskerna
- 2012:10 Hänsynsuppföljning – grunder
- 2012:11 Virkesproduktion och inväxning i skiktad skog efter höggallring
- 2012:12 Tillståndet för skogsgenetiska resurser i Sverige. Rapport till FAO
- 2013:1 Återväxtstöd efter stormen Gudrun
- 2013:2 Förändringar i återväxtkvalitet, val av föryngringsmetoder och trädslagsanvändning mellan 1999 och 2012
- 2013:3 Hänsyn till forn- och kulturlämningar – Resultat från Kulturpolytaxen 2012
- 2013:4 Hänsynsuppföljning – underlag inför detaljerad kravspecifikation, En delleverans från Dialog om miljöhänsyn
- 2013:5 Målbilder för god miljöhänsyn – En delleverans från Dialog om miljöhänsyn
- 2014:1 Effekter av kvävegödning på skogsmark – Kunskapssammanställning utförd av SLU på begäran av Skogsstyrelsen
- 2014:2 Renbruksplan – från tanke till verklighet
- 2014:3 Användning och betydelsen av RenGIS i samrådsprocessen med andra markanvändare
- 2014:4 Hänsynen till forn- och kulturlämningar – Resultat från Hänsynsuppföljning Kulturmiljöer 2013
- 2014:5 Förstudie – systemtillsyn och systemdialog
- 2014:6 Renbruksplankoncept – ett redskap för samhällsplanering
- 2014:7 Förstudie – Artskydd i skogen – Slutrapport
- 2015:1 Miljöövervakning på Obsytorna 1984–2013 – Beskrivning, resultat, utvärdering och framtid
- 2015:2 Skogsmarksgödning med kväve – Kunskapssammanställning inför Skogsstyrelsens översyn av föreskrifter och allmänna råd om kvävegödning
- 2015:3 Vegetativt förökad skogsodlingsmaterial
- 2015:4 Global framtida efterfrågan på och möjligt utbud av virkesråvara
- 2015:5 Satellitbildskartering av lämnad miljöhänsyn i skogsbruket – en landskapsansats
- 2015:6 Lägsta ålder för föryngringsavverkning (LÅF) – en analys av följder av att sänka åldrarna i norra Sverige till samma nivå som i södra Sverige
- 2015:7 Hänsynen till forn- och kulturlämningar – Resultat från Hänsynsuppföljning Kulturmiljöer 2014
- 2015:8 Uppföljning av skogliga åtgärder längs vattendrag för att gynna lövträd och lövträdsetablering.
- 2015:9 Ångermanälvprojektet – förslag till miljöförbättrande åtgärder i mellersta Ångermanälven och nedre Fjällsjöälven
- 2015:10 Skogliga konsekvensanalyser 2015–SKA 15
- 2015:11 Analys av miljöförhållanden – SKA 15
- 2015:12 Effekter av ett förrändrat klimat – SKA 15
- 2015:13 Uppföljning av skogliga åtgärder längs vattendrag för att gynna lövträd och lövträdsetablering
- 2016:1 Uppföljning av biologisk mångfald i skog med höga naturvärden – Metodik och genomförande
- 2016:2 Effekter av klimatförändringar på skogen och behov av anpassning i skogsbruket
- 2016:4 Alternativa skogsskötselmetoder i Vildmarksriket – ett pilotprojekt

2016:5	Hänsyn till forn- och kulturlämningar – Resultat från Hänsynsuppföljning Kulturmiljöer 2015
2016:6	METOD för uppföljning av miljöhänsyn och hänsyn till rennärigen vid stubbskörd
2016:7	Nulägesbeskrivning om nyckelbiotoper
2016:8	Möjligheter att minska stabilitetsrisker i raviner och slänter vid skogsbruk och exploatering – Genomgång av ansvar vid utförande av skogliga förändringar, ansvar för tillsyn samt ansvar vid inträffad skada
2016:10	Möjligheter att minska stabilitetsrisker i raviner och slänter vid skogsbruk och exploatering – Metodik för identifiering av slänter och raviner känsliga för vegetationsförändringar till följd av skogsbruk eller exploatering
2016:12	Nya och reviderade målbilder för god miljöhänsyn – Skogssektors gemensamma målbilder för god miljöhänsyn vid skogsbruksåtgärder
2016:13	Målanpassad ungskogsskötsel
2016:14	Översyn av Skogsstyrelsens beräkningsmodell för bruttoavverkning
2017:2	Alternativa skötselmetoder i Råndalen – Ett projekt i Härjedalen
2017:4	Biologisk mångfald i nyckelbiotoper – Resultat från inventeringen – ”Uppföljning biologisk mångfald” 2009–2015
2017:5	Utredning av skogsvårdslagens 6 §
2017:6	Skogsstyrelsens återväxtuppföljning – Resultatet från 1999–2016
2017:7	Skogsträdens genetiska mångfald: status och åtgärdesbehov
2017:8	Skogsstyrelsens arbete för ökad klimatanpassning inom skogssektorn – Handlingsplan
2017:9	Implementering av målbilder för god miljöhänsyn – Regeringsuppdrag
2017:10	Bioenergi på rätt sätt – Om hållbar bioenergi i Sverige och andra länder – En översikt initierad av Miljömålsrådet
2017:12	Projekt Mera tall! – 2010–2016
2018:1	Produktionshöjande åtgärder – Rapport från samverkansprocess skogsproduktion
2018:2	Effektiv skogsskötsel – Delrapport inom Samverkan för ökad skogsproduktion
2018:3	Infrastruktur i skogsbruket med betydelse för skogsproduktionen: Nuläge och åtgärdsförslag – Rapport från arbetsgrupp 2 inom projekt Samverkansprocess skogsproduktion
2018:4	Åtgärder för att minska skador på skog – Rapport från samverkansprocess skogsproduktion
2018:5	Samlad tillsynsplan 2018
2018:6	Uppföljning av askåterföring efter spridning
2018:7	En analys av styrmedel för skogens sociala värden – Regeringsuppdrag
2018:8	Tillvarata jobbpotentialen i de gröna näringarna – Naturnära jobb - Delredovisning av regeringsuppdrag
2018:9	Slutrapport – Gemensam inlämningsjunktur för skogsägare – Regeringsuppdrag
2018:10	Nulägesbeskrivning av nordvästra Sverige - Kunskapsunderlag

Av Skogsstyrelsen publicerade Meddelanden:

2012:1	Förslag på regelförenklingar i skogsvårdslagstiftningen
2012:2	Uppdrag om nationella bestämmelser som kompletterar EU:s timmerförordning
2012:3	Beredskap vid skador på skog
2013:1	Dialog och samverkan mellan skogsbruk och rennärning
2013:2	Uppdrag om förslag till ny lagstiftning om virkesmätning
2013:3	Adaptiv skogsskötsel
2013:4	Ask och askskottsjukan i Sverige
2013:5	Förstudie om ett nationellt skogsprogram för Sverige – Förslag och ställningstaganden
2013:6	Förstudie om ett nationellt skogsprogram för Sverige – omvärldsanalys
2013:7	Ökad jämställdhet bland skogsägare
2013:8	Naturvårdsavtal för områden med sociala värden
2013:9	Skogens sociala värden – en kunskapssammanställning
2014:1	Översyn av föreskrifter och allmänna råd till 30 § SvL – Del 2
2014:2	Skogslandskapets vatten – en lägesbeskrivning av arbetet med styrmedel och åtgärder
2015:1	Förenkling i skogsvårdslagstiftningen – Redovisning av regeringsuppdrag

	7.1.1	2015:2	Redovisning av arbete med skogens sociala värde
2015:3			Rundvirkes- och skogsbränslebalanser för år 2013 – SKA 15
2015:4			Renskogsavtal och lägesbeskrivning i frågott om skogsbruk–rennärning
2015:6			Utvärdering av ekonomiska stöd
2016:1			Kunskapsplattform för skogsproduktion – Tillståndet i skogen, problem och tänkbara insatser och åtgärder
2016:2			Analys av hur Skogsstyrelsen verkar för att miljömålen ska nås
2016:3			Delrapport - Främja anställning av nyanlända i de gröna näringarna och naturvården
2016:4			Skogliga skattningar från laserdata
2016:5			Kulturarv i skogen
2016:6			Sektorsdialog 2014 och 2015
2016:7			Adaptiv skogsskötsel 2013–2015
2016:8			Agenda 2030 – underlag för genomförande – Ett regeringsuppdrag
2016:9			Implementering av målbilder för god miljöhänsyn
2016:10			Gemensam inlämningsfunktion för skogsägare
2016:11			Samlad tillsynsplan 2017
2017:1			Skogens sociala värden i Skogsstyrelsens rådgivning och information
2017:2			Främja nyanländas väg till anställning i de gröna näringarna och naturvården
2017:3			Regeringsuppdrag om jämställdhet i skogsbruket
2017:4			Avrapportering av regeringsuppdrag om frivilliga avsättningar

Beställning av Skogsstyrelsens publikationer

Skogsstyrelsen,
Böcker och Broschyrer
551 83 JÖNKÖPING
Telefon: 036 – 35 93 40
växel 036 – 35 93 00
fax 036 – 19 06 22
e-post: bocker@skogsstyrelsen.se

Under 2017 slås Skogsstyrelsens publikationer Rapport och Meddelande ihop till en med namnet Rapport. De publiceras och kan laddas ner på Skogsstyrelsens webbplats:
www.skogsstyrelsen.se/om-oss/publikationer/
Äldre publikationer kan beställas eller laddas ner i webbutiken:
<http://shop.skogsstyrelsen.se/sv/publikationer/>

Skogsstyrelsen publicerar dessutom foldrar, broschyrer, böcker med mera inom skilda skogliga ämnesområden. Skogsstyrelsen är också utgivare av tidningen Skogseko.

Frågan om nyckelbiotopsinventering i den nordvästra delen av landet har varit omdiskuterad under en längre tid. Inom ramen för samverkansprocessen om nyckelbiotoper har den frågan identifierats som viktig att arbeta vidare med. För att ge underlag för fortsatt arbete med nyckelbiotoper i nordvästra Sverige har Skogsstyrelsen tagit fram kunskapsunderlag i två delar som presenteras i rapporterna 2018/10 och 2018/11.